Biologisches Centralblatt.

1910.

K. B. Hof- und Univ.-Buchdruckerei von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung

von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professoren in München,

herausgegeben

von

Dr. J. Rosenthal,

Professor der Physiologie in Erlangen.

Dreissigster Band.

1910.

Mit 190 Abbildungen.

Leipzig.
Verlag von Georg Thieme.
1910.

E687(3)

4/4

Inhaltsübersicht

des

dreifsigsten Bandes.

O = Original; *R* = Referat.

Seite

Auerbach, Felix. Lebenstheorien. *R* 652

Awerinzew, S. Über die Stellung im System und die Klassifizierung der Protozoen. *O* 465

Babák, Edward. Über die Oberflächenentwickelung bei Organismen und ihre Anpassungsfähigkeit *O* 225. 257

Baume, La, W. Über den Zusammenhang primärer und sekundärer Geschlechtsmerkmale bei den Schmetterlingen und den übrigen Gliedertieren. *O* 72

Baur, Erwin. Pfropfbastarde. *O* 497

Börner, Carl. Die phylogenetische Bedeutung der Protura. *O* 633

Braem, F. Die ungeschlechtliche Fortpflanzung als Vorläufer der geschlechtlichen. *O* 367

Braune. Über Fütterungsversuche mit Anilinfarbstoffen. *O* 750

Brun, Rudolf. Zur Biologie und Psychologie von *Formica rufa* und anderen Ameisen. *O* . . . . . 524. 529.

Capparelli, A. Über das Verhalten einiger fester, in Flüssigkeiten schwebenden, Körper bei den Phänomenen der Hygromipisie. *O* 37

Comes, Salvatore. Sui movimenti di maneggio e sul loro significato nella teoria segmentale. *O* 81

Der achte internationale Physiologenkongress 624

Doflein, F. Lehrbuch der Protozoenkunde. *R* 623

Ehrlich, Paul. Beiträge zur experimentellen Pathologie und Chemotherapie. *R* 557

Seite

Eriksson, Jakob. Über die Mykoplasmatheorie, ihre Geschichte und ihren Tagesstand. *O* 618

Ewald, Wolfg. F. Über Orientierung, Lokomotion und Lichtreaktionen einiger Cladoceren und deren Bedeutung für die Theorie der Tropismen. *O* 1. 49. 379. 385

Franz, V. Zur Physiologie und Pathologie der Chromatophoren. *O* . . . 150

— Zur Struktur der Chromatophoren bei Crustaceen. *O* 424

Gaidukov, N. Dunkelfeldbeleuchtung und Ultramikroskopie in der Biologie und in der Medizin. *R* 688

Goebel, K. Über sexuellen Dimorphismus bei Pflanzen. *O* . . 657. 692. 721

Harris, Arthur J. Correlation in the Inflorescence of *Sanguinaria*. *O* . 629

Heiberg, K. A. Ein paar Bemerkungen über die Zellkerne und die Granula experimenteller Carcinome wie auch über Abstrichpräparate aus diesen Tumoren. *O* 400

Heidenhain, Martin. Plasma und Zelle. *R* 45

Heider, K. Spekulatives zur *Balanoglossus*-Entwickelung. *O* 102

Hollrung, M. Jahresbericht über das Gebiet der Pflanzenkrankheiten. *R* 719

Hornyold, A. Gandolfi. Über die Funktion und Autotomie der gemmiformen (globiferen) Pedicellarien. *O* 349

Hume, David. Untersuchung über den menschlichen Verstand. *R* . . . 806

Jordan, Hermann. Über „extraintestinale" Verdauung im allgemeinen und bei *Carabus auratus* im besonderen. *O* 85

— Die Leistungen des Gehirns bei den krebsartigen Tieren, besonders bei *Cancer pagurus*. *O* 310

Kanitz, Aristides. Das Energieprinzip in der Biologie in der neuesten Literatur. *R* 158

Kapterew, Paul. Experimentaluntersuchungen über die Frage vom Einflusse der Dunkelheit auf die Gefühlsorgane der Daphnien. *O* . . . 239

Khainsky, A. Physiologische Untersuchungen über *Paramaecium caudatum*. *O* 267

Korschelt, E. und Heider, K. Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Tiere. *R* 650

Kranichfeld, Hermann. Wie können sich Mutanten bei freier Kreuzung durchsetzen? *O* 593

Küster, Ernst. Über organoide Gallen. *O* 116

Landau, E. Einige Worte zur karyokinetischen Zellteilung. *O* 646

Lebedeff. Einige Beobachtungen über *Trypanosoma rotatorium*. *O* . . 223

Liesgang, Raphael E. Beiträge zu einer Kolloidchemie des Lebens. *R* . 384

Lindman, C. A. M. Ergologie, ein vorgeschlagener neuer Name für Delpino's „Biologie". *O* 625

Loeb, Jacques, Über den autokatalytischen Charakter der Kernsynthese bei der Entwickelung. *O* 347

Seite

Marshall. *Bombus hortorum* L. an den Blüten der Kapuzinerkresse (*Tropaeolum maius*). *O* 783

Meijere, de, J. C. H. Über getrennte Vererbung der Geschlechter. *O* . . 216

Mereschkowsky, C. Theorie der zwei Plasmaarten als Grundlage der Symbiogenesis, einer neuen Lehre von der Entstehung der Organismen. *O* 278. 289. 321. 353

Moroff, Theodor. Bemerkungen über vegetative und reproduktive Erscheinungen bei *Thalassicolla*. *O* 210

Mülle-Lyer, F. Der Sinn des Lebens und die Wissenschaft. *R* 802

Näcke, P. Die Bedeutung der Hirnwindungen in physio-, patho- und anthropologischer Hinsicht. *O* 774

Neger, F. W. Neue Beobachtungen an körnersammelnden Ameisen. *O* . . 138

Nusbaum, Józef und Oxner, Mieczyslaw. Über Enzystierung regenerierender Nemertinen. *O* 546

— Zur Beurteilung und Geschichte des Neolamarckismus. *O* 599

Nüsslin, O. Zur Biologie der Gattung *Chermes* (i. a. S.) III. *O* . . . 16. 64

— Zur Biologie der Gattung *Mindarus* Koch. *O* 402. 440

Ostwald, Wo. Grundriss der Kolloidchemie. *R* 192

Papanicolau, Georg. Über die Bedingungen der sexuellen Differenzierung bei Daphniden. *O* 430

— Experimentelle Untersuchungen über die Fortpflanzungsverhältnisse bei Daphniden (*Simocephalus vetulus* und *Moina rectirostris* var. *Lilljeborgii*). *O* 689. 737. 753. 785

Preisausschreibung 496

Rimsky-Korsakow, M. Zur Biologie der Süßwassernemertine *Stichostemma graecense* Böhmig. *O* 551

Robertson, T. Brailsford. Explanatory Remarks concerning the Normal Rate of Growth of an Individual and its Biochemical Significance. *O* 316

Semon, Richard. Der Reizbegriff. *O* 181. 193

Stiasny, Gustav. Kleiner Beitrag zur Kenntnis der Entwickelung von *Balanoglossus clavigerus* Delle Chiaje. *O* 28

— Zur Kenntnis der gelben Zellen der Sphaerozoen. *O* 417

Stieda, L. Über Hirnfurchen und Hirnwindungen. *R* 580. 611

Stöhr, Adolf. Der Begriff des Lebens. *R* 656

Tschermak, Armin v. Über den Einfluss der Bastardierung auf Form, Farbe und Zeichnung von Kanarieneiern. *O* 641

Uhlenhuth, P. und Weidanz, O. Praktische Anleitung zur Ausführung des biologischen Eiweißdifferenzierungsverfahrens, mit besonderer Berücksichtigung der forensischen Blut- und Fleischuntersuchung, sowie der Gewinnung präzipitierender Sera. *R* 560

Viehmeyer, H. Ontogenetische und phylogenetische Betrachtungen über die abhängige Koloniegründung von *Formica sanguinea*. *O* 569

Seite
Walter, Emil. Der Flussaal. *R* 784
Wasmann, E. Über das Wesen und den Ursprung der Symphilie. *O* 97. 129. 161.
— Nils Holmgren's neue Termitenstudien und seine Exsudattheorie *R* 303
— Nachträge zum sozialen Parasitismus und der Sklaverei bei den Ameisen. *O* . . . . . 453. 475. 515.
Winterstein, Ernst und Trier, Georg. Die Alkaloide. *R* 624
Woltereck, R. Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphniden. *R* 679

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Der Abonnementspreis für 24 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27. Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig. München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einsenden zu wollen.

Bd. XXX. **1. Januar 1910.** **№ 1.**

Inhalt: Ewald, Ueber Orientierung, Lokomotion und Lichtreaktionen einiger Cladoceren und deren Bedeutung für die Theorie der Tropismen. — Nüsslin, Zur Biologie der Gattung *Chermes* (i. a. S.) III. — Capparelli, Ueber das Verhalten einiger fester, in Flüssigkeiten schwebenden Körper bei den Phänomenen der Hygromipisie. — Heidenhain, Plasma und Zelle. — Aufforderung. — Berichtigungen.

Über Orientierung, Lokomotion und Lichtreaktionen einiger Cladoceren und deren Bedeutung für die Theorie der Tropismen.

Von **Wolfg. F. Ewald.**

Einleitung.

Den Anstoß zu meinen im folgenden zu beschreibenden Versuchen über die Lichtreaktionen einiger Süßwassercladoceren gab der Wunsch, eine Erklärung des merkwürdigen Phänomens der täglichen Vertikalwanderungen dieser Tiere zu versuchen. Es wird daher nötig sein, der Arbeit einige Worte über diese biologische Erscheinung vorauszuschicken, um die Problemlage klarzustellen. Schon von Weismann und Forel, später auch von Hofer, Steuer und neuerdings besonders Ruttner wurde gezeigt, dass ein großer Teil der zu aktiven Schwimmbewegungen befähigten Planktonorganismen nachts in ungeheuren Mengen an der Oberfläche des Wassers anzutreffen ist, während tagsüber die höheren Wasserschichten fast frei von Zooplankton bleiben. Es zeigte sich, dass die Hauptmenge der Tiere während des Tages in einer Tiefe anzutreffen war, die augenscheinlich ganz von der Klarheit des Wassers abhing. So fand Forel für den Genfer See als untere Grenze der täglichen

Wanderung die Tiefe von 20 m, während sich nach Apstein in den flachen trüben Seen der norddeutschen Tiefebene die Wanderung innerhalb der ersten 2 m abspielt. Auch die Jahreszeiten bringen hier naturgemäß einen Wechsel, da im Herbst und Winter das Wasser klarer, also auch die Wanderung größer zu sein pflegt. Schon diese Beobachtungen wiesen auf das Licht als Ursache der Wanderungen hin. Noch wahrscheinlicher wurde ein solcher Zusammenhang, als Ruttner genaue Zahlen für das Anwachsen und Abnehmen der Planktonmenge an der Oberfläche des Plönersees lieferte. Es wurde für alle Tages- und Nachtstunden die relative Anzahl von Individuen jeder vorkommenden Planktonspezies in einem Liter Oberflächenwasser bestimmt. Dabei zeigte sich, dass für die meisten Spezies die Menge der Tiere im Laufe des Nachmittags langsam zunahm, um gegen oder nach Mitternacht ihr Maximum zu erreichen. Bei Sonnenaufgang wurden die Zahlen schnell geringer; manche Arten verschwanden ganz. Um die Mittagszeit war das Minimum erreicht und es begann wieder das Ansteigen. Leider fehlen bis jetzt noch Angaben über den Verbleib der Tiere unterhalb der Oberfläche, und doch wären solche Untersuchungen zur Erkenntnis der Ursachen des gesamten Phänomens dringend notwendig. Nur Steuer hat bisher in der alten Donau mit aneinandergereihten Glasrohren Versuche gemacht, die im Wasser versenkt wurden und in verschiedener Höhe gegeneinander abgesperrt werden konnten. Es ließ sich in dieser Weise feststellen, in welchem Teil der Gesamtlänge des Rohres die vorher eingesetzten Tiere sich zurzeit aufhielten. Es ergab sich, dass stets nur ein Teil der Tiere einer und derselben Spezies sich an der Wanderung beteiligte, die übrigen aber gleichmäßig in der ganzen Länge des Rohres verteilt waren. Gegen die Versuchsanordnung lässt sich allerdings manches einwenden. Sowohl von Steuer wie von Ruttner wird konstatiert, dass die jungen Tiere (Nauplien, Cyclopidstadien) regelmäßig früher an der Oberfläche erscheinen und später verschwinden als die erwachsenen. Nach Untersuchungen von Francé u. a. soll auch die Witterung (Wind, Regen) einen Einfluss auf die Wanderungen haben, ebenso starker Mondschein. Ostwald hält die Zunahme der inneren Reibung des Wassers durch die nächtliche Abkühlung für die Ursache der Erscheinung, berücksichtigt dabei aber nicht, dass dann auch das Phytoplankton an der Wanderung teilnehmen müsste, was nach Ruttner nicht der Fall ist. Aus Untersuchungen von Regnard und Verfasser geht hervor, dass die Absorption des Lichtes innerhalb der ersten 2 m eines Gewässers bereits so stark ist, dass die Lichtstärke auf mindestens $^1/_{10}$ ihres Wertes an der Oberfläche reduziert wird. Wir haben demnach in der Abnahme des Lichtes im Wasser ein sehr kräftiges physiologisches Agens vor uns, welches wohl geeignet erscheint, zur Erklärung der besprochenen

Erscheinungen herangezogen zu werden. Das ist denn auch geschehen und es war zuerst Loeb, der über die physiologischen Bedingungen einer solchen Wirkung des Lichtes größere Klarheit schaffte. Loeb untersuchte als erster den tierischen „Heliotropismus“ und schloss aus dem Vorhandensein dieser Reaktionsform bei zahlreichen Planktonorganismen, dass die täglichen Vertikalwanderungen zu dem Heliotropismus in Beziehung stehen müssten. Da aber Loeb die neueren Untersuchungen über die Wanderungen nicht zur Verfügung standen und auch sonst der in dieser Weise angedeutete Zusammenhang nicht näher untersucht worden ist, so schien mir in dieser Richtung eine Lücke in unseren Kenntnissen vorzuliegen. Ich habe daher versucht, unter Berücksichtigung aller erreichbaren Arbeiten über tierische und pflanzliche Lichtreaktionen sowie der erwähnten Beobachtungen über die täglichen Wanderungen, das ganze Problem von einer neuen Seite anzugreifen, sowohl praktisch wie theoretisch. Ich habe dabei in den biologischen Beobachtungen ein äußerst wertvolles Corrigens des physiologischen Experimentes gefunden. Meine Versuche wurden in der Hauptsache unter Anleitung von Herrn Professor Doflein, dem ich für seine wissenschaftliche Unterweisung zu bleibendem Danke verpflichtet bin, im Münchener Zoologischen Institut angestellt. Wo es die Sache erfordert, beziehe ich mich außerdem auf eine Reihe von Versuchen, die ich selbständig im Jahre 1906 angestellt und in einem Vortrage vor dem zoologischen Seminar des Instituts im Juli 1906 zusammengefasst habe. Die verwendete Versuchsanordnung ist aus der Abbildung 1 ersichtlich. Ich bin davon abgekommen, für gewöhnliche Versuche mit flachen Schalen zu operieren, wie dies bisher meist geschehen ist, weil die natürlichen Bewegungen der Tiere sich vorwiegend in vertikaler Richtung abspielen und durch seitlichen Lichteinfall wesentlich modifiziert werden, wie sich weiter unten ergeben wird. Flache Schalen wurden nur verwendet, wo dies im Wesen des Versuches lag.

I.

Deskriptiver Teil.

A. Die Orientierung.

Zu einer genauen Betrachtung lokomotorischer Reaktionen eines Tieres ist es notwendig, sich über die Orientierungsmittel des Versuchsobjektes im Raum klar zu sein. Während die höheren Crustaceen, aber auch die Medusen, mit Statocysten ausgerüstet sind, die ihnen eine Orientierung mit Hilfe der Schwerkraft ermöglichen, scheinen den Cladoceren wie vielen anderen planktonischen Organismen solche Orientierungsorgane zu fehlen. Es ist von vornherein nicht anzunehmen, dass die Schwerkraft für diese Tiere eine orientierende Bedeutung hat, wenn ihnen die Organe fehlen, um

Schwerkraftsreize zu rezipieren[1]) und auf den lokomotorischen Apparat zu übertragen. Sollten dennoch primitive Organe dieser Art vorhanden sein, so spielen sie jedenfalls für die Orientierung der Tiere eine ganz untergeordnete Rolle. Denn aus den weiterhin zu beschreibenden Erscheinungen der Orientierung zum Licht wird sich ergeben, dass eine Orientierung zur Schwerkraft sich im Verhalten der Tiere in keiner Weise bemerkbar macht.

Dagegen wirkt die Schwerkraft stets dadurch, dass ein Absinken der Tiere eintritt, sobald die lokomotorischen Bewegungen aufhören. Je nach der besonderen Bauart des Organismus wird hierbei eine ganz bestimmte Körperlage eingehalten, welche sich aus der Verteilung von Widerständen und Massen am Körper des Tieres ergibt. Bei *Daphnia* z. B., wo die Antennen mit ihrem großen Reibungswiderstand am oberen Teile des Leibes angesetzt sind, der Schwerpunkt dagegen ziemlich tief liegt, tritt das passive Gleichgewicht bei annähernd senkrechter Körperstellung ein, während bei *Bythotrephes* der ungeheure Schwanzstachel ganz andere Reibungswiderstände und damit eine andere, etwa horizontale, passive Gleichgewichtslage bedingt. Die Schwerkraft wirkt also in direkter (nicht durch ein statisches Organ vermittelter), durch die Körperbeschaffenheit der Tiere bedingter Weise allein auf die passive Orientierung im Raum.

a) Augen. In ganz anderer Art wirkt das Licht, welches für die aktive Bewegung, und nur für diese, von ausschlaggebender Bedeutung ist. Auf die näheren Umstände dieses Vorganges hat m. W. zuerst Rádl hingewiesen, der die Abhängigkeit der Orientierung vom Licht für eine große Anzahl von Tierformen durch sorgfältige Versuche festgestellt hat. Ich habe diese Versuche an zahlreichen Cladocerenarten nachgeprüft und dabei mit einigen Abweichungen die Rádl'schen Befunde bestätigt gefunden.

Rádl experimentierte u. a. an Daphniden und entdeckte bei ihnen die eigenartige Tatsache, dass ihre Augen zur Lichtquelle eine feste Einstellung behalten, wie auch die Körperstellung wechselte. Legt man eine *Daphnia* auf einen Objektträger, der auf dem Tisch eines Mikroskops befestigt wird, so vollführt das Tier solange Bewegungen mit den Antennen, bis es in eine bestimmte Lage zur Lichtquelle (Fenster, Lampe) kommt. Diese Lage ist die gleiche, wie sie von im Wasser freischwebenden Exemplaren eingehalten wird. Das Tier steht dabei mit seiner Längsachse in einem kleinen Winkel (etwa 20°) zur Vertikalen und zwar so, dass der ganze Körper um diesen Winkel kopfübergedreht zu sein scheint. Dreht man nun den Tisch des Mikroskops langsam herum, nachdem man

1) Ich nenne im folgenden nach Beer, Bethe und von Uexküll „Vorschläge zur Einführung einer objektivierenden Nomenklatur in die Physiologie" die Wahrnehmung eines Reizes Rezeption, das Sinnesorgan Rezeptor.

zuvor die *Daphnia* durch ein Deckgläschen festgeklemmt hat, so muss der Körper des Tieres der Drehung folgen. Das Auge dagegen behält seine Einstellung zum Licht bei und beginnt daher, sich gegen den Körper zu drehen. Dabei sieht man, wie der obere und untere Augenmuskel, die in der Ausgangsstellung gleich lang waren, sich in ihrer Länge verändern. Der dem Licht zugewendete verkürzt sich, der Antagonist wird gedehnt. Das Tier macht dabei mit den Antennen heftige Bewegungen, um der Verschiebung entgegenzuarbeiten und die Spannungsdifferenz der beiden Muskeln auszugleichen. Nach einer Winkelstrecke von 45—60° von der Ausgangslage hat die Kontraktilität des einen Augenmuskels ihre Grenze annähernd erreicht und das Auge vermag nun das Licht nicht mehr zu fixieren. Es muss jetzt ebenfalls der Körperdrehung immer mehr folgen. Dieser Zustand hält an bis die Drehung des Objekttisches 180—280° beträgt. Auf dieser Strecke sieht man das Auge erst hin und her zucken und dann plötzlich in die entgegengesetzte extreme Stellung überspringen. Der vorher kontrahierte Muskel erschlafft, während der Antagonist maximal kontrahiert wird. Dadurch kann das Auge wieder in der alten Weise die Lichtquelle fixieren, nur diesmal von der anderen Seite. Bei weiterer Drehung wird dann bald die Ausgangsstellung und damit die gleichmäßige Kontraktion der Augenmuskeln wieder erreicht. Diese Körperstellung, welche für den Beobachter durch den gleichmäßigen Kontraktionszustand der Augenmuskeln angezeigt wird, ist die Normallage zum Licht. Dadurch, dass das Tier diese Lage reflexmäßig einzuhalten bestrebt ist, zeigt es sich im Raume orientiert. Da das Licht im Wasser äußerst gleichmäßig von oben kommt (der schrägste Einfallswinkel des Lichts beträgt 48° zur Vertikalen) und reflektiertes Licht wegen der starken Absorption im Wasser keine große Rolle spielt, so sind die lichtorientierten Planktonten fast genau so eindeutig orientiert wie die statisch orientierten Formen; die orientierende Kraft greift in einem Falle von oben, im anderen von unten an.

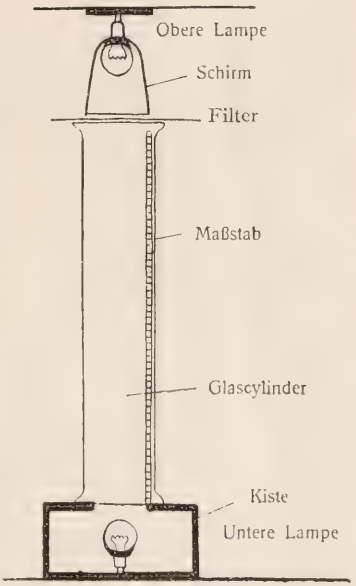


Fig. 1. Versuchsanordnung: Der Apparat wird in einer Dunkelkammer aufgestellt. Obere und untere Lampe können für sich eingeschaltet werden.

Die vorstehend geschilderten Augendrehungen beobachtete ich außer bei *Daphnia* auch bei *Bythotrephes*, während ich sie bei *Sida* und *Leptodora* nicht feststellen konnte, obwohl sich diese beiden Formen in ihrem Verhalten zum Licht sonst nicht abweichend zeigen. Ich muss daraus schließen, dass die Beweglichkeit des Auges zur Orientierung nicht nötig ist und wohl nur die Bedeutung hat, das Fixieren der Lichtquelle bei den fortwährenden Lageveränderungen des schwimmenden Tieres zu erleichtern, ihm gewissermaßen mehr Spielraum zu lassen. Wenn also die Augendrehungen auch zur Erklärung der ganzen Orientierungserscheinungen wesentlich beigetragen haben, so sind sie doch nur ein Nebenumstand. Nimmt man an, dass die Reizung der einzelnen Augennerven auf dem Weg über das Ganglion opticum und G. cerebrale Reflexbewegungen der Antennen auslöst, die ihrerseits die Regulierung der Lage herbeiführen, so folgt daraus ohne weiteres, dass die Bewegungen der Augenmuskeln sekundäre Erscheinungen sind. Der Bau des Cladoceren-Auges, das aus einer größeren Anzahl auf der Peripherie einer Kugel in allen Richtungen des Raumes angeordneter Kristallkegel besteht, an deren Grunde Optikusfasern endigen, legt eine solche Auffassung nahe.

b) Körper. Wenn die angeführten Beobachtungen über die Orientierung im Raum richtig sind, so muss sich zeigen lassen, dass die Cladoceren sich auch bei ihren freien Bewegungen in bestimmter Weise zur Lichtquelle einstellen. Das ist auch tatsächlich der Fall. Rádl führt die Beobachtung an, dass sich *Daphnia* stets mit dem Rücken der Lichtquelle zuwendet, sei es, dass das Licht von oben, von der Seite oder von unten komme. Das ist richtig mit einer Einschränkung, die ich weiter unten behandeln werde (kleine Lokomotionsperioden).

Ich habe in dieser Richtung an einer ganzen Reihe von Cladocerenarten Versuche angestellt und fand überall das gleiche Verhalten. *Daphnia* dreht seitlichem Licht den Rücken zu und kann durch von unten kommendes Licht stundenlang in verkehrter Körperlage gehalten werden, wobei die Tiere aber schließlich stets zugrunde gingen. (Die Heizwirkung der elektrischen Lampe wurde bei diesen Versuchen durch eine Umströmung des Versuchsgefäßes mit kaltem Wasser aufgehoben.) Eine Spezies, *Daphnia sima* aus dem Starnberger See, welche von Natur mit abwärts gewendetem Rücken schwimmt, wendet diesen bei Unterlicht nach oben. Einige Exemplare von *Sida crystallina* brachte ich in einem Glaszylinder zwischen zwei gleich starke Glühlampen. Die Tiere hielten sich genau in der Mitte zwischen beiden Lichtquellen auf und da sie abwechselnd der oberen und der unteren näher kamen, schwammen sie bald aufgerichtet, bald verkehrt. So beschrieben sie dauernd in der Mittelzone Kreise, wie sie in Fig. 2 dargestellt sind. Die

Erklärung für die Regelmäßigkeit der Bewegung ist in dem weiter unten zu beschreibenden negativen Phototropismus der Tiere zu finden. Ich habe einigen *Daphnia magna* die Augen durch Quetschen oder Ausstechen mit einer feinen Nadel zerstört. Die so operierten Tiere krochen stundenlang mittels kurzer rascher Antennenschläge auf dem Boden einer Glasschale umher, konnten sich aber nur äußerst langsam vom Fleck bewegen und die Normallage nicht mehr einnehmen. Obwohl ich so vorsichtig wie möglich verfuhr, ist natürlich bei der Kleinheit des Objektes nicht mit Bestimmtheit zu sagen, ob die beobachteten Ausfallserscheinungen, was Kraft und Orientierung der Lokomotion betrifft, allein auf Rechnung der Augenexstirpation zu setzen sind.

Aus den vorstehend zusammengestellten Tatsachen geht jedenfalls hervor, dass die aktiven Schwimmbewegungen der Cladoceren vom Licht orientiert werden, d. h. dass diese Tiere ihre Lage im Raum dadurch einhalten, dass sie stets die Lichtquelle fixieren und gewöhnlich den Körper zur Augeneinstellung in eine bestimmte, als Normalstellung zu bezeichnende Lage bringen. Die Körperlage ist nicht notwendig immer die gleiche; sie kann unter ungleicher Spannung der Augenmuskeln verändert werden. Wann das geschieht, soll im folgenden gezeigt werden. Vorwiegend vollziehtsich die Bewegung der Cladoceren so, dass sie in der Richtung auf die Lichtquelle durch Abwärtsschlagen der Antennen der Schwerkraft entgegenarbeiten.

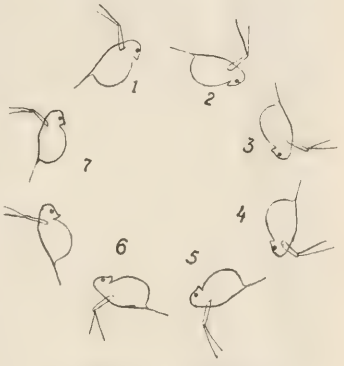


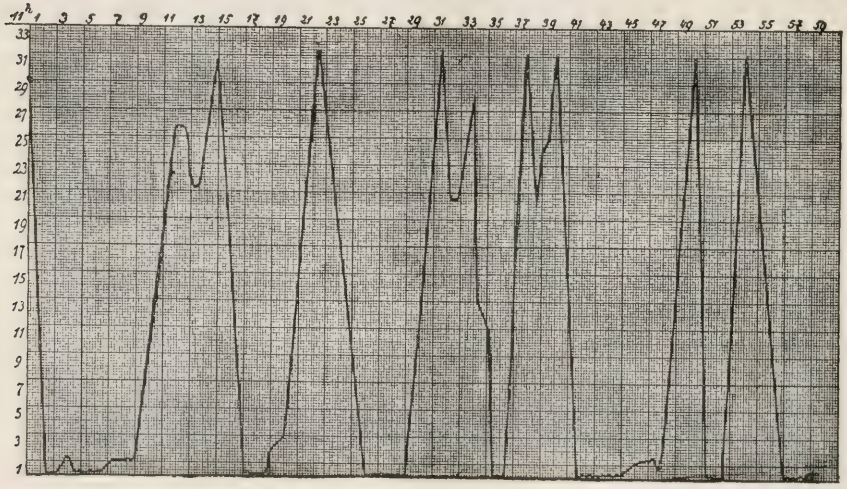
Fig. 2. *Daphnia.*

B. Die Lokomotion.

Bei genauerer Betrachtung zeigt sich nun merkwürdigerweise, dass die Antennenschläge durchaus nicht gleichmäßig stattfinden. Vielmehr konnte ich bei allen von mir untersuchten Formen, einschließlich einiger Copepodenarten, feststellen, dass ihre aktiven Bewegungen periodischen Intensitätsschwankungen unterworfen sind, die mitunter große Regelmäßigkeit zeigen. Ich habe, um die lokomotorischen Reaktionen meiner Versuchstiere möglichst einwandfrei beschreiben zu können, zu dem Aushilfsmittel der graphischen Darstellung in Form einer Kurve gegriffen. Das Beobachtungsgefäß war mit einem Zentimetermaßstab versehen, so dass ich die auf- und abführenden Bewegungen des Versuchstieres (es wurden nie mehrere Tiere gleichzeitig im Gefäß belassen) in ein Koordinatensystem eintragen könnte, in welchem die Zeit (von Minute zu

Minute) die Abszisse, die Höhe des Tieres über dem Gefäßboden (in Zentimetern) die Ordinate bildet. Ich registrierte, indem ich mit dem Bleistift den Bewegungen des Tieres folgte, dessen Stellung im Gefäß von Minute zu Minute. Einige Beispiele solcher Kurven finden sich in den beigegebenen Figuren abgedruckt. Die graphische Registrierung der Bewegungen zweier *Daphnia pulex* geben z. B. die Kurven 1 u. 2. Die große Regelmäßigkeit der Bewegungen kommt darin sehr deutlich zum Ausdruck. (Auffallend ist die bedeutende Amplitude der Perioden; sie lässt darauf schließen, dass sich die Tiere in einem Erregungszustand befinden, dessen Ursache vielleicht darauf zurückzuführen ist, dass der Versuch nach 24stündigem Aufenthalt der Tiere im Dunkeln stattfand.) Die dargestellten Bewegungen sind von

Kurve I. 3. VII. 1908.

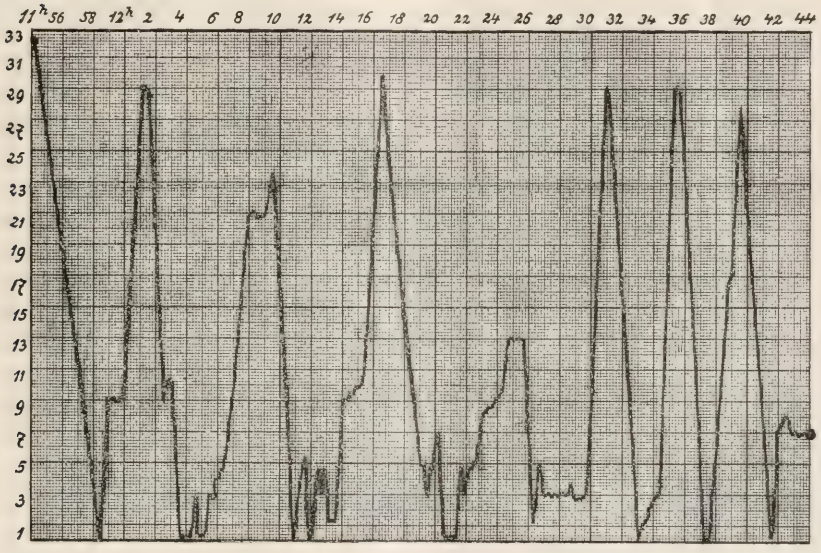


Daphnia magna 1. Spontane Lokomotionsperioden bei gleichmäßigem Oberlicht (elektrisch).

beiden Versuchstieren bei konstanter Beleuchtung, unter Ausschluss aller weiteren Reizursachen, während je fast einstündiger Beobachtungsdauer ausgeführt worden. Ähnliche periodische Bewegungen zeigten nun alle untersuchten Formen. Die Amplituden der Perioden können kleiner und größer sein, die Perioden selbst können sich über längere und kürzere Zeiträume ausdehnen, sie können mehr oder weniger unregelmäßig sein oder bei geringer Beweglichkeit der Tiere fast ganz verschwinden. Wenn sich aber deutliche Lokomotionen finden, so zeigen sie sich periodischen Schwankungen innerhalb gewisser Grenzen unterworfen. Der genaue Ablauf der periodischen Lokomotion ist ebenfalls sehr verschieden und hängt von dem Reizungszustand resp. der Beweglichkeit der Tiere ab. Bei Abwesenheit besonderer Reize pflegt der aufsteigende Teil der

Kurven durch verstärkte, der absteigende durch verringerte Antennenschläge herbeigeführt zu werden. Es sieht aus, als ob das Tier periodisch zu einer größeren Beweglichkeit angetrieben werde, die es dazu bringt, mit ziemlicher Geschwindigkeit auf die Lichtquelle loszuschwimmen. Nach einer Weile werden aber die Antennenschläge langsamer, größere Bewegungspausen treten ein und das Tier sinkt wieder abwärts. Je nach dem Erregungszustande können diese Bewegungen auch heftiger ausgeführt werden, indem die Bewegung zum Licht hin rascher erfolgt und das Abwärtsgehen nicht nur durch passives Sinken, sondern auch zum Teil durch aktive, nach unten gerichtete Schwimmbewegungen bewirkt wird.

Kurve II. 4. VII. 1908.



Daphnia magna 2. Spontane Lokomotionsperioden bei gleichmäßigem Oberlicht (elektrisch).

Aus dem über die Orientierung Gesagten geht hervor, dass die Lokomotion auch dann nach der Lichtquelle gerichtet sein muss, wenn diese sich seitlich oder unterhalb des Gefäßes befindet. Im ersteren Falle erhalten wir jedoch durch das Zusammentreffen von Licht und Schwerkraftwirkung Mischreaktionen, die dadurch veranlasst werden, dass bei dieser Anordnung beide Kräfte rechtwinkelig zueinander angreifen. Das Tier wird gezwungen, nicht nur der seitlichen Lichtquelle zuzustreben, sondern auch der Schwerkraft entgegenzuarbeiten. Da nun z. B. *Daphnia* dem seitlichen Licht den Rücken zudrehen kann, ohne sich dabei wesentlich aus der Normallage zu entfernen und da außerdem die Bewegungsorgane durch ihre Anordnung am vorderen Körperpole von selbst eine auf-

wärts gerichtete Bewegung begünstigen, so wird die Seitenlichtperiode leicht undeutlich. Außer der horizontalen Wanderrichtung kommen schräg aufwärts oder abwärts führende Perioden vor, die mitunter sehr unregelmäßig werden. Charakteristisch für diese Versuchsanordnung ist, dass die Bewegung vom Licht fort niemals durch Absinken, sondern nur durch aktive Schwimmbewegungen erfolgen kann. Bedingung für ihr Zustandekommen ist demnach ein gewisser Reizungszustand der Tiere, wie er weiter oben schon für aktive Abwärtsbewegungen vorausgesetzt wurde. Nimmt man den Tieren durch einen sehr niederen Wasserstand die Möglichkeit, sich anders als in horizontaler Richtung zu bewegen und sind außerdem die erforderlichen Bedingungen für das Zustandekommen einer leichten Erregung erfüllt, so kann man die rein horizontalen periodischen Bewegungen sehr augenscheinlich beobachten. Folgender Versuch soll dies verdeutlichen.

Versuch vom 8. VI. 1906. In einer flachen Schale wurden nacheinander *Cyclops*, *Diaptomus*, *Bosmina*, *Daphnia quadrangula*, einem mäßigen Lichte ausgesetzt. Sie sammelten sich in der dem Fenster zugekehrten (positiven) Ecke des Gefäßes, jedoch waren stets einige Individuen durch das Gefäß zerstreut oder in der entgegengesetzten (negativen) Ecke zu bemerken. Ich fing nun eine Zeitlang alle am negativen Pol des Gefäßes erscheinenden Tiere mit einer Pipette heraus. Der Erfolg war, dass nach einiger Zeit alle Tiere aus dem Gefäße entfernt waren.

Somit hatten sich sämtliche Individuen an dieser Wanderung beteiligt und die sogen. „positive Reaktion“ charakterisierte sich als ein längeres Verweilen am positiven Pol des Gefäßes.

Ich kann bei Gelegenheit dieser Befunde auf die Einschränkung zurückkommen, die ich mit bezug auf die Rádl'sche Beobachtung über die Orientierung von *Daphnia* machen musste. Diese Tiere sind tatsächlich nicht immer mit dem Rücken gegen seitliches Licht orientiert, sondern nur dann, wenn sie keine Wanderungen unternehmen. Der positive Teil der Perioden nötigt die Tiere bei horizontaler Wanderung, ihre Einstellung zum Licht zu ändern und der Lichtquelle die Stirn zuzuwenden.

Die auffälligste Wirkung auf die Lokomotion hat von unten kommendes Licht. Da bei dieser Anordnung Licht und Schwerkraft in einer Richtung wirken, so muss notwendigerweise die Lokomotion völlig aufgehoben werden und die Tiere können nur mehr gegen den Boden des Gefäßes gerichtete Bewegungen ausführen. Das ist auch tatsächlich der Fall. Eine Ausnahme bildet

2) Im folgenden soll wie üblich der dem Licht zugekehrte Teil des Gefäßes und der Lokomotionen als positiv, der entgegengesetzten als negativ bezeichnet werden.

aber der negative Teil der Perioden, insofern das Tier die Bewegung vom Licht fort durch aktive Ruderschläge unterstützt. Da aber aktive Bewegungen vom Licht fort, wie wir sahen, nur unter gewissen Bedingungen stattfinden, so werden wir oft beobachten können, dass Daphnien bei Unterlicht nach einiger Zeit wie festgeleimt am Boden des Gefäßes liegen und das Abdomen nach oben, den Kopf nach unten gerichtet, rasche Zuckungen mit den Antennen ausführen, die höchstens ein Umherkriechen auf dem Boden zur Folge haben.

Bei gewissen kleinen Formen, z. B. *Daphnia quadrangula*, *Bosmina*, gelingt es leicht, die spontanen Perioden der Lokomotion zu beobachten. Diese Tiere ordnen sich gewöhnlich in großen Scharen an einer bestimmten Stelle des Aquariums zu einer vertikalen Säule von einigen Zentimetern Breite an. Innerhalb dieser Säule von Tieren ist ein fortwährendes Auf und Ab, ein Steigen und Fallen zu beobachten, welches zunächst ganz regellos und unkontrollierbar erscheint. Fängt man aber eine Menge der Tiere mit einem Male heraus und setzt sie dann zusammen in das Gefäß zurück, so sammeln sie sich direkt unter der Oberfläche zu einem Haufen und fallen dann plötzlich alle gleichzeitig um einige Zentimeter herab. Mehr oder weniger schnell beginnen dann die einzelnen Individuen wieder aufwärts zu streben, um, an der Oberfläche angelangt, abermals abwärts zu sinken. Da aber in der Schnelligkeit der Lokomotion Unterschiede bestehen, so kommt es immer weniger zu einem Zusammenfallen der individuellen Perioden und schließlich entsteht wieder das oben geschilderte Bild regellosen Auf- und Abwimmelns.

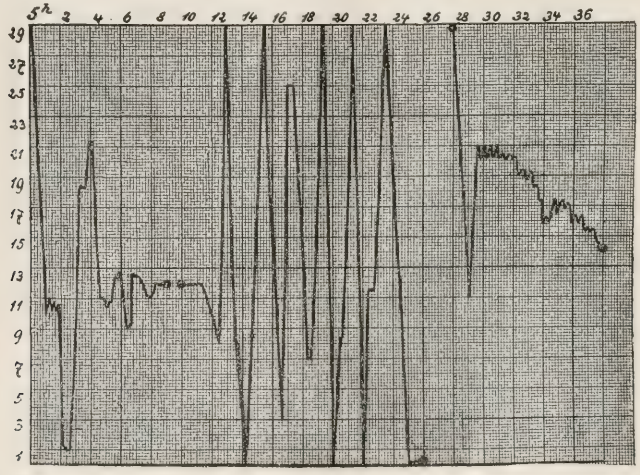
Es scheint mir in diesen „kleinen Lokomotionsperioden“ ein sehr weit verbreitetes Phänomen vorzuliegen, dessen Bedeutung für die Planktonorganismen ich im zweiten Teile meiner Arbeit teilweise zu erklären versuche. Nicht nur zeigen scheinbar alle planktonischen Entomostraken solche Perioden kurzer Dauer neben den täglichen, die eingangs beschrieben wurden; auch von Ciliaten ist mir mündlich ein Gleiches berichtet worden. Für die Mysiden finden wir eine kurze Beobachtung über „regelmäßiges Hin- und Herschwimmen in der Richtung des Lichteinfalles“ bei Bauer. Bei Medusen habe ich im klaren Wasser der norwegischen Fjorde dieselbe Erscheinung beobachtet, und Oltmanns beschreibt bis ins einzelne entsprechende Vorgänge bei Volvociden, die er als „Reihenmarsch der *Volvox*-Weibchen“ bezeichnet. Auch Pfeffer spricht von autogenen, periodischem Wechsel der Lichtstimmung bei Pflanzen. Dass man auch in Mückenschwärmen, bei Eintagsfliegen und ähnlichen Insekten ein Gleiches bemerkt, sei nebenbei auch ins Gedächtnis zurückgerufen. Das Fliegen der Insekten zum Licht ist ebenfalls von periodischen entgegengesetzt gerichteten Flugbewegungen unter-

brochen, so dass auch hier kleine Lokomotionsperioden auftreten. Es ist selbstverständlich, dass im engen Beobachtungsgefäß der Ausfall der Perioden durch Anstoßen an die Gefäßwände, chemische Beschaffenheit des Wassers (s. weiter unten) etc. wesentlich modifiziert wird. Die Erscheinung selbst lässt sich aber, wie ich glaube, ganz einwandfrei beobachten. Diese Tatsache wirft auf viele bisherige Versuche über Reizreaktionen planktonischer Organismen ein neues Licht und ist für die Kritik offenbar von großer Bedeutung.

C. Die Reaktionen auf Lichtreiz.

Das geschilderte normale Verhalten der Cladoceren ist die Folge einer Anzahl von Reizwirkungen, deren Analyse im folgenden versucht werden soll. Zu diesem Zwecke ist es nötig, die Einwirkung

Kurve III. 2. VI. 1908.



Daphnia quadrangula 1. 5^h Normales Wasser. 5^h 10′ Sauerstoffarmes Wasser. 5^h 28′ Sauerstoffreiches Wasser. Diffuses Tageslicht.

verschiedener Reizursachen auf die Lokomotion der Cladoceren zu untersuchen. Aus der großen Zahl äußerer und innerer Reize, die einen Organismus zu Reaktionen veranlassen, kommen zunächst das Licht und die chemische Zusammensetzung des Wassers, ferner die Temperatur, Erschütterung und elektrische Ströme für das Experiment in Betracht. Von diesen kann nun das Licht, wie wir gesehen haben, bei Ausbildung eines Lichtorientierungsorgans bewegungsrichtend wirken, da die Lichtstrahlen im allgemeinen von einer eng begrenzten Fläche, der Lichtquelle auszugehen pflegen. Im folgenden wollen wir versuchen, diejenigen Wirkungen des Lichts, die allein von seiner Intensität abhängen, von denen zu scheiden, die durch seine örtliche Konzentration zur Lichtquelle bedingt

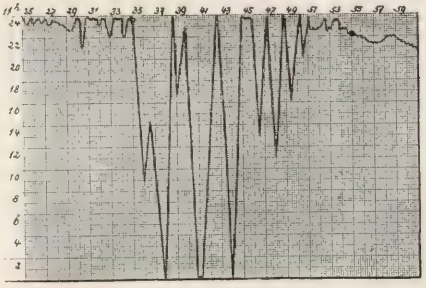
werden. Die Ergebnisse der Versuche werden die Berechtigung dieses Vorgehens ergeben.

Ich war bisher nicht in der Lage, meine Untersuchungen für eine größere Anzahl von Reizmitteln durchzuführen. Immerhin habe ich neben meinen Experimenten mit Lichtreizen einige Vorversuche über die Einwirkung von Sauerstoffmangel und -überfluss sowie ein paar Beobachtungen über Erschütterungsreize gemacht, die mich zu der Ansicht brachten, dass die verschiedensten Reizmittel häufig zu gleichen Reizwirkungen Anlass geben können.

Ein Reizmittel kann entweder durch seine absolute Intensität oder aber durch Schwankungen derselben wirken. Die Intensitätsschwankungen können entweder in einer Erhöhung oder Herabsetzung der Intensität bestehen. Wir werden im folgenden sehen, welche dieser Reizarten für die Cladoceren in Betracht kommen.

Werfen wir zunächst einen Blick auf die Kurve IV, welche das Verhalten von *Daphnia* bei Lichtreiz (Erhöhung der Lichtintensität) veranschaulicht. Wir sehen das Versuchstier zunächst in kleinen Ruheperioden auf- und abschwimmen, dann aber nach Eintritt des Reizes eine starke Beweglichkeit zeigen, die es in rascher Folge von einem Ende des Gefäßes zum anderen führt. Die einzelne Periode umfasst 2—3 Minuten. Meist bewirkt das Anstoßen an die Gefäßwand, resp. die Oberfläche, mehr oder weniger schnell die Umkehr; mitunter kehrt das Tier aber auch spontan im freien Wasser um. Die Reaktion auf den Lichtreiz ist momentan. — Man sieht zunächst, wie die Reizursache eine Vergrößerung der Amplitude der periodischen Bewegungen veranlasst. Man kann diese Reaktion als eine allgemeine Reizbeantwortung ansehen, die als Folgeerscheinung verschiedener Reizursachen auftritt.

Kurve IV. 4. VI. 1908.



Daphnia quadrangula 2. 11^h 25′ Diffuses Licht (Oberlicht). 11^h 35′ Sonne 11^h 55′ Diffuses Licht.

Bei weiterer Betrachtung der Kurve zeigt sich aber, dass die Amplituden der Bewegungen kleiner und kleiner werden, um schließlich den gleichen Umfang zu erreichen, den sie vor der Reizung besaßen. Der Reiz ist abgeklungen, resp. das Tier hat sich der veränderten Belichtung adaptiert. Wir sehen hier ein Charakteristikum der Lichtreizung vor uns; der Lichtreiz wirkt nur ganz kurze Zeit, die Adaption tritt sehr schnell ein. Daraus geht schon hervor, dass nur Veränderungen der Lichtintensität als Reize wirken können,

nicht aber deren absolute Höhe. Die besprochene Lichtreizkurve ist typisch. Ich konnte bei Cladoceren auf Lichtreiz niemals Dauerreaktionen erhalten; stets trat, wie in dem dargestellten Fall, nach kurzer Zeit Adaptation ein. Wenn im Endresultat doch dauernde Wirkungen der Lichtreizung auftreten, so müssen diese durch fortgesetzte Einzelreize verursacht sein. Dass das tatsächlich stets der Fall zu sein scheint, wird sich weiter unten ergeben.

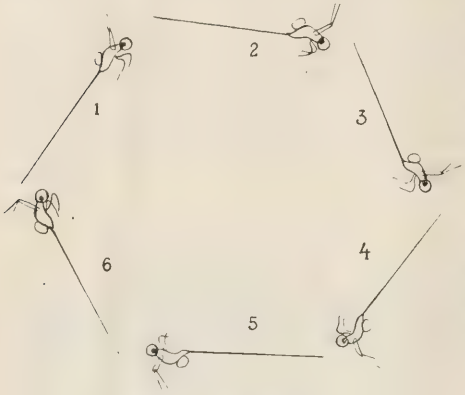


Fig. 3. *Bythotrephes.*

Ich habe mir Mühe gegeben, über das Wesen der Adaptation bei den Cladoceren Klarheit zu bekommen, indem ich die Augen von hell- und dunkeladaptierten Tieren teils in vivo, teils an Schnittserien untersuchte. Ich konnte aber weder Pigmentwanderungen noch sonst eine Veränderung konstatieren. Es wird sich dabei also wahrscheinlich um feinere (chemische?) Vorgänge im Sehapparat, resp. den nervösen Centren, handeln.

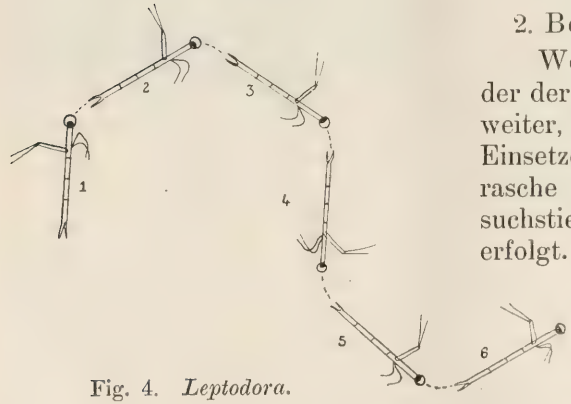


Fig. 4. *Leptodora.*

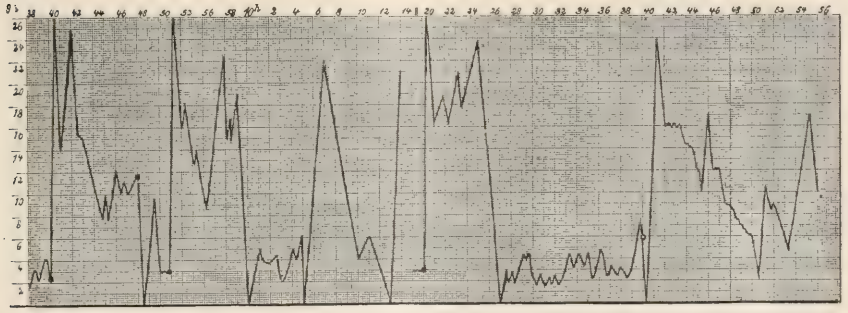
2. Bewegungsreflexe.

Wenden wir uns nun wieder der Kurve zu, so sehen wir weiter, wie unmittelbar nach Einsetzen des Lichtreizes eine rasche Entfernung des Versuchstieres von der Lichtquelle erfolgt. Damit zeigt sich uns eine zweite, für die Beantwortung von Lichtreizen bei Cladoceren ganz charakteristische Erscheinung. Ebenso durchgehends ist das gegenteilige Phänomen zu beobachten: das Aufsuchen der Lichtquelle bei Verdunkelung. Diese beiden Bewegungsreflexe, den positiven und negativen phototropischen Reflex, konnte ich an sämtlichen untersuchten Cladoceren und auch an einigen Copepoden (Diaptomiden) konstatieren. Sie dürften ebenfalls zu den allgemeinen physiologischen Eigenschaften des Zooplanktons gehören. Über den genaueren Ablauf dieser Reflexe möchte ich noch einige weitere Angaben machen.

Was zunächst die Analyse der dabei auftretenden Bewegungen

betrifft, so können die Skizzen 2, 3 u. 4 für *Daphnia*, *Bythotrephes* und *Leptodora* darüber Auskunft geben. Stellung 1 (in Fig. 4, Stellung 2) stellt die Normallage dar, während die beiden folgenden Stellungen während des Fluchtreflexes, also z. B. nach Erhöhung der Belichtung eintreten. Bei Erhellung werden nämlich die Antennen rückwärts gedrückt und damit der Körper vornübergeneigt, erst in die Horizontale, dann abwärts. Darauf lassen die Antennenschläge nach und das Tier sinkt in die Normallage langsam herab. Bei Verdunkelung dagegen erfolgt stärkeres Abwärtsschlagen der Antennen bei fast vertikaler Einstellung des Körpers. Die übrigen Figuren der Skizzen stellen die Veränderungen der Lage dar, welche das Versuchstier durchmacht, sobald es in den Bereich einer zweiten, gleichstarken, aber unterhalb des Gefäßes angebrachten Lichtquelle gerät. Der Fluchtreflex erfolgt hier einfach in verkehrter Körperlage.

Kurve V. 1. VI. 1908.



Daphnia magna 3. Elektrisches Oberlicht. $9^h\ 40'$ Eine Papierblende aufgedeckt. $9^h\ 48'$ Blende abgedeckt. $9^h\ 55'$ Zwei Blenden aufgedeckt. $10^h\ 20'$ Noch zwei Blenden aufgedeckt. $10^h\ 40'$ Zwei Blenden abgedeckt.

a) Das relative Optimum. Aus der Tatsache der Adaptation geht bereits hervor, dass es bei den besprochenen Formen kein festes Optimum der Belichtung geben kann. Vielmehr muss das „Optimum" jeweils bestimmt werden durch die Lichtintensität, für die das Tier adaptiert ist; Erhellung und Verdunkelung müssen als von dieser Intensität ausgehend gerechnet werden. Werfen wir einen Blick auf die Kurve V, in deren Verlauf das Versuchstier dreimal einer Verdunkelung des Lichts durch eingeschaltete Pauspapierfilter ausgesetzt wurde. Jedesmal sieht man das Tier auf den Reiz durch promptes Aufsteigen antworten; vier und zuletzt sechs Schichten Pauspapier wirken in gleicher Weise. Als aber zum Schluss durch Abdecken zweier Schichten eine geringe Erhellung eintritt, geht das Tier sofort auf den Boden des Gefäßes herab, und zwar durch rasche, aktive Bewegungen. Obwohl also die absolute Lichtintensität zuletzt die gleiche war, die vorher als

Verdunkelungsreiz Aufsteigen veranlasst hatte, so kann sie trotzdem ein Abwärtsgehen des Tieres bewirken, wenn sie auf eine geringere Intensität folgt. Das durch diese Kurve festgelegte Verhalten findet durch zahlreiche, weitere für *Leptodora*, *Bythotrephes*, *Daphnia magna* u. s. f. ausgiebige Bestätigung. Ein einfacher Versuch verdeutlicht diese Verhältnisse äußerst sinnfällig.

Versuch vom 23. V. 1906. In einem länglichen Aquarium, dessen Längsachse dem Lichteinfall parallel stand, waren Daphnien ziemlich gleichmäßig verteilt. Wurde der Fenstervorhang zur Hälfte herabgelassen, so eilten sofort alle Tiere zur Lichtseite. Wurde er ganz geschlossen, so verstärkten sich diese Bewegungen. Öffnete ich aber wieder zur Hälfte, so erfolgte ein eiliger Rückzug der Tiere an die Zimmerseite.

Es lässt sich demnach für die Cladoceren der Satz aufstellen: das „Optimum" der Belichtung ist relativ bestimmt durch die Lichtintensität, an welche die Tiere adaptiert sind. Herabsetzen der Intensität hat Bewegung zum Licht hin, Erhöhen die Flucht vom Licht fort zur Folge. Streng genommen ist es also nicht richtig, von einem Optimum zu sprechen, da dieses Wort zunächst für absolute Werte in Anspruch genommen wird. Man sollte daher ausdrücklich von einem „relativen" oder „adaptiven" Optimum sprechen, resp. diesen Ausdruck überhaupt vermeiden und „Adaptationsintensität" dafür setzen. Diejenige örtliche Region, in der das Licht die Adaptationsintensität besitzt, kann als „Adaptationszone" bezeichnet werden. (Schluss folgt.)

Zur Biologie der Gattung Chermes (i. a. S.) III.

Von Prof. Dr. O. Nüsslin (Karlsruhe).

Mit 4 Figuren.

I. Wirtsrelation und Migrationstheorie.

Die Börner'sche Hypothese der Umkehrung der Wirtsrelation bei den Chermesinen veranlasste mich schon zweimal (15, 16), in dieser Zeitschrift das Wort zu ergreifen, um das Irrtümliche dieser Hypothese auseinanderzusetzen. Börner hat darauf erwidert (10) und seine Hypothese neuerdings vollständig zurückgezogen. Er ist aber in bezug auf die mit seiner Hypothese zusammenhängenden Neubenennungen und phylogenetischen Auffassungen, sowie in bezug auf die Wertungen der verschiedenen Generationen der Chermesinenheterogonie und ihrer Wirte keineswegs zu den bewährten früheren Auffassungen zurückgekehrt, wie dies doch selbstverständlich hätte vorausgesetzt werden dürfen.

Es liegt nicht im sachlichen Interesse, wenn ein Autor, der eine neue Grundhypothese aufgestellt und auf der Grundlage der-

selben die Nomenklatur und die biologischen und phylogenetischen Wertungen geändert hat, später infolge besserer Einsicht zwar die Grundhypothese fallen, die auf derselben beruhenden Änderungen aber bestehen lässt. Im Gegensatz zu dieser Handlungsweise war und bleibe ich ein Verteidiger der alten Lehre, so hoch ich auch die Verdienste Börner's um die Systematik und Biologie von Anfang an geschätzt habe, wie aus verschiedenen Stellen meiner Veröffentlichungen (15, 16, 17) deutlich hervorgeht.

Börner wirft mir in seiner Erwiderung (10, S. 119) mit Unrecht[1]) vor, ich hielte seine Hppothese der Umkehr der Wirtsrelation für wesentlicher als seine anderen Funde. Und doch hatte ich ihn als „Reformator" der Chermesinensystematik anerkannt, und seine Entdeckung der embryonalen hiemalis-aestivalis-Differenzierung als eines der „wichtigsten" Ergebnisse seiner Forschungen hervorgehoben (15, S. 122). Börner vergisst heute, dass nicht ich, sondern er selbst das Hauptgewicht seiner biologisch-phylogenetischen Forschungen auf die jetzt von ihm aufgegebene Hypothese der Umkehrung der Wirtsrelation gelegt hatte.

Ich schulde ihm für diese Behauptung einige Hinweise auf seine Schriften und will solche im nachfolgenden geben. In der Einleitung zu dem biologischen Kapitel seiner Monographie (2) sagte er S. 274:

„Der Kenner wird beim Lesen der vorstehenden Abschnitte sogleich bemerkt haben, wie ganz anders die Biologie der Chermiden bewertet wird, wenn man die sogen. „Zwischenkoniferen" zu den ursprünglichen Wirtspflanzen, die Rottannen als Gallenträger zur Zwischenstation umstempelt. Und in der Tat ist mit dieser anscheinend geringfügigen Verschiebung der Schlüssel zu meiner zwar neuen, aber einzig möglichen Auffassung der komplizierten Lebensgeschichte der Chermiden, wie ihrer Phylogenie gegeben[2]).

Man vergleiche ferner die nicht nur gesperrt, sondern sogar fett gedruckten Stellen auf S. 277, 278 und 280 seiner Monographie und die zuversichtlichen Ausdrucksformen dieser und anderer Stellen, und man wird mir beipflichten, dass nicht ich in meinen Abhandlungen, sondern Börner selbst besonders in seinem Hauptwerke seine Theorie der Umkehr der Wirtsrelation als den „Schlüssel seiner biologischen Auffassungen" für die Chermesiden einst aufgefasst hatte.

Börner irrt sich auch darin, dass er nach dem Wortlaut (10, S. 119) glauben macht, mir seine Ansichtsänderung in Sachen

1) Ich muss leider diesen Punkt berühren, weil er in der Korrektur bei Börner stehen geblieben ist, obgleich dieser ihn nach brieflichen Vorstellungen meinerseits hatte streichen lassen.

2) Vom Referenten gesperrt gedruckt.

der Wirtsrelation „lange vor Erscheinen" meines Aufsatzes brieflich mitgeteilt zu haben. Sein erster Brief, in dem mir diese Änderung mitgeteilt wurde, datiert vom 21. IX. 1908. Mein Aufsatz war aber schon am 11. IX. 1908 abgeschlossen und am 18. IX. 1908 abgeschickt! Noch in einem Briefe vom 19. VIII. 1908 hatte sich Börner zweifelhaft und skeptisch über eine event. Zurücknahme seiner Theorie der Wirtsrelation ausgesprochen.

Seine Bekehrung von seiner „Hypothese der Umkehr" zur alten Wirtsrelation schreibt Börner ausschließlich den Resultaten der Mordwilko'schen Forschungen zu, welche gelehrt hatten, dass die ursprünglichen Pflanzenläuse vielfach polyphag gelebt hatten und dass mit der speziellen Anpassung einzelner Generationen an spezielle Wirte die diözische Heterogonie entstanden sein wird.

Alle von mir beigebrachten Beweisgründe gegen Börner's frühere Hypothese und gegen seine damit zusammenhängenden Neuerungen sind für ihn rein subjektive[3]) Meinungen, welche ebenso für als gegen die alte Wirtsrelation ausgelegt werden könnten. Ich glaube, es ruhig dem Urteil der Fachgenossen überlassen zu können, ob das, was ich in Sachen der Wirtsrelation (16, S. 711—722) gegen Börner angeführt hatte, die obige Charakteristik Börner's verdient und ob er mir in seiner Erwiderung (10, S. 119—135) gerecht[4]) geworden ist.

---

3) 10, S. 135 zensiert mich Börner, indem er schreibt: „(Nüsslin unterscheidet nicht streng genug zwischen subjektiven und objektiven Beweisgründen)." Dazu bemerke ich, dass ich allerdings im Texte niemals diesen Unterschied betont habe, ich halte alle Annahmen in den schwierigen Fragen der Chermidenbiologie für hypothetisch. Börner hat dagegen in seiner Monographie (2, S. 278) zwischen zwei subjektiven und einem objektiven Beweisgrund unterschieden. In seiner Erwiderung (10, S. 130), nachdem er das ganze doch gewiss nur subjektive Gebäude seiner Wirtsrelation selbst wieder niedergelegt hat, das er doch zuvor mit so vielen gesperrt und fettgedruckten Sätzen gestützt hatte, gibt er selbst zu, dass auch seinem früheren einzigen „objektiven" Beweisgrund „kein objektiver Wert" zukomme.

4) An manchen Stellen legt Börner mir Ansprüche und Auffassungen unter, die ich nie geäußert hatte. Man vergleiche seine Darstellung auf S. 123 u. 124 (10) mit meinem vorsichtigen, zu nichts verpflichtenden und rein abwehrenden Text (16, S. 714 unter 4.). Ich hatte Protest erhoben gegen so dogmatische Meinungen Börner's, wie sie der Satz: es sei „unmöglich[2]), die Artengliederung der Chermiden auf ihre gemeinsame Gallenpflanze zu verlegen", indem ich sagte: „Die wirklichen Motive für die generische, z. T. auch für die artliche Spaltung, entziehen sich unserer Beurteilung."

Die einzige Tatsache, dass auf einer Wirtspflanze (*Larix*) so heterogene Formen, wie *abietis, strobilobius* und *viridanus* leben, hätte Börner doch warnen sollen, seine Meinungen in so schroffer Weise wie oben auszusprechen. Unter „Artengliederung" hatte Börner in seinem obigen Zitat offenbar die früheren „Arten" der Gattung *Chermes* im Auge, nicht etwa die Artengliederung seiner Gattung *Pineus*, für welch letztere ich selbstverständlich den artbildenden Einfluss der Wirtspflanzen anerkenne, sagte ich doch selbst (16, S. 722), „Der Anstoß zur Änderung wird durch die Anpassung an den Zwischenwirt ausgelöst . . ."

Ich fühle mich dem Leser dieser Zeitschrift gegenüber verpflichtet, auf längere polemische Erwiderungen zu verzichten. Im nachfolgenden ist es ohnehin öfters notwendig, aus sachlichen Gründen auf Börner's polemische Darstellungen näher einzugehen.

Ich möchte mich jetzt zu einem wichtigen Gegenstand wenden, zu der Frage, ob wir der durch die umfangreichen Forschungen Mordwilko's (12, 13) veranlassten Theorie der Entstehung der Diözie aus der Polyphagie eine für alle Pflanzenläuse, oder aber eine nur für einen Teil derselben geltende Anerkennung zuerkennen dürfen.

Ich bekenne mich zur letzteren Entscheidung und gestehe gern, dass obige Theorie für die ursprünglicheren Aphidinen, Lachninen und Schizoneurinen, bei welchen der Zwischenwirt eine einjährige Pflanze ist, welche zu Ende der Saison keine Gewähr für das Gedeihen der Sexuales-Weibchen bietet, ein einleuchtendes Erklärungsvermögen besitzt. Ich selbst habe (16, S. 715—717) aus dem Mordwilko'schen Rohmaterial eine Theorie der Genese der Diözie aus der Polyphagie zu einer Zeit aufgestellt, als Mordwilko in seinen deutschen Publikationen (12) nur das Rohmaterial und einige Andeutungen gegeben hatte. Trotzdem kann ich dieser Theorie keine für alle Pflanzenläuse bindende Gültigkeit zusprechen. Überall da, wo die späteren Zwischenwirte mehrjährige Pflanzen sind, welche die Sexuales und Fundatrix aller Mutmaßung nach ebensogut zu ernähren vermögen, wie es die Urwirte vermochten, liegt kein zwingender Grund vor zur Rückkehr der Schlussgenerationen auf den Urwirt, und die Motive, welche Mordwilko speziell zugunsten seiner Theorie für die Chermesinen beigebracht hat (13), erscheinen kaum befriedigend.

Börner lässt neuerdings (10, S. 134) die Urchermesinen polyphag auf Laub- und Nadelhölzern leben und erblickt in „der Spezialisierung gewisser Generationen in Anpassung an die eine der beiden Wirtstypen“ (Haupt- und Zwischenwirt) den Anstoß zur Entstehung der Diözie.

Obgleich ich gern zugebe, dass alle Äußerungen über die Entstehung der Diözie nur mehr oder weniger plausible Hypothesen darstellen, möchte ich doch für einen Teil der Pemphiginen und für die Chermesinen zu der alten Annahme zurückkehren, dass die Diözie durch gelegentliche Verirrung einer virgoparen Fliege und Anpassung ihrer Nachkommen an eine Zwischenpflanze entstanden sein wird.

Zugunsten dieser Annahme möchte ich ganz besonders die Pemphiginen, z. B. *P. nidificus-poschingeri* anführen. Hier ist der Urwirt die Esche und die virgopare Migransfliege lebt auf deren Blättern, die Fundatrix auf den Blattstielen. Die virgopare Migransfliege sitzt reif, schwer und geburtsschwanger geworden, an Blättern und Stielen, und ist bei jedem Wind und Wetter in der Gefahr,

herabgeschleudert zu werden. Ihr Flug ist schwerfällig und unsicher, im Gegensatz zur Sexuparafliege derselben Spezies, die statt 30—40 Junge wie die erstere nur 4—8 Junge im Leib enthält und dazu weit zahlreichere Riechgruben an den Fühlern trägt, also viel flug- und orientierungsfähiger ist.

Dazu kommt, dass die Migransfliege, reif geworden, ihre Jungen sofort ablegen muss. Als die Spezies noch monözisch lebte, hatte die Migransfliege von Esche zu Esche zu fliegen. Wie viele mögen im Laufe der phylogenetischen Entwickelung unfreiwillig zu Boden gefallen sein! Diese mussten aber ihre Jungen rasch gebären, und zwar Junge von besonderer Behendigkeit und mehrtägiger Lebensdauer selbst ohne Ernährung.

Solche Exsulans-Jungläuse, die heute nur an Tannenwurzeln gedeihen können, mögen einstens, durch Zufall an Tannen verschlagen, die Anpassung eingeleitet haben. Wissen wir doch, dass nicht selten Schädlinge, die für monophag gegolten haben, durch Gelegenheit an ganz andere als die gewohnten Wirte gegangen und daselbst gediehen sind.

Wollten wir die Entstehung der Diözie aus der Polyphagie ableiten, so müssten wir in dem speziellen Falle von *P. nidificus-poschingeri* eine extrem weitgehende Polyphagie annehmen: ein Leben an den Blättern der Esche einerseits und an den Wurzeln der Tannen andererseits, und dazwischen an allen möglichen anderen Wirten, kurz gesagt eine Allerweltspolyphagie.

Eine solche extreme und ausgedehnte Polyphagie erscheint im höchsten Grade unwahrscheinlich, um so mehr, als die Pemphiginen auch in zahlreichen anderen Arten zwei so extreme Wirte zeigen, einerseits Laubholzblätter, andererseits unterirdische Wurzeln, so dass die Hypothese des unfreiwilligen Abstürzens zum Boden und der gelegentlichen Anpassung an Bodenpflanzen nahegelegt wird.

Da speziell für die Chermesinen die Ableitung der Diözie aus der Polyphagie durch keinerlei Tatsache gestützt sind, so liegt kein Grund vor, die frühere Migrationshypothese, welche von der Migrans abgeleitet wird, zu opfern.

Man könnte sich vorstellen, dass es einst eine Anzahl monözisch lebender *Chermes*-Arten auf der Fichte gegeben hat, die sich insbesondere durch den verschiedenen Ort der Saugstelle der Fundatrix (bei *Pinens* fern von den Knospen, bei *strobilobius* an der Basis der Knospen, bei *abietis* und *pectinatae* auf der Knospe selbst) und durch Modifikation des Gallenbaus differenziert hatten.

Diese Spezies passten sich durch Verschlagung ihrer geflügelten Wanderläuse, die wie bei *Mindarus abietinus* in bezug auf die Tanne zunächst nur die Aufgabe und Tendenz gehabt hatten, von Fichte zu Fichte fliegend für die räumliche Ausdehnung ihrer Verbreitung zu sorgen, durch gelegentliche Flüge auf Kiefern, Lärchen,

Tannen an diese Wirte an, indem die Nachkommen der Migrantes zum Teil auf diesen fremden Wirten Gedeihen fanden. Ihre nächsten oder übernächsten Generationen lieferten geflügelte Sexuparen, deren vererbter Geruchsinstinkt zur Fichte zurückführte.

Im Laufe der Zeit wurden solche zufällige Vagabunden zu gewohnheitsmäßigen Emigranten, weil die erhöhte Anpassung ihrer Nachkommen die Vererbungstendenzen der folgenden Generationen in diesem Sinne beeinflusst hatten, indem sie neue mnemetische Potenzen zu den altvererbten gemischt hatten. Diese Vermischung der alten Potenzen mit den Quoten, die durch die Anpassung auf verschiedene neue Nebenwirte hinzugekommen waren, wirkten im Sinne der Artbildung umgestaltend und erweiterten die Kluft der ehemaligen Chermes-Arten zu Chermiden-Gattungen, bezw. Untergattungen. Andererseits entstanden neue Arten durch Anpassungen an verschiedene Kiefern und Tannen-Arten.

In diesem Sinne möchte ich auf die Gattung *Pineus* hinweisen. Sie war vielleicht schon im monözischen Fichtenstadium generell von den anderen *Chermesinae* geschieden, so verschieden ist sie in morphologischer und biologischer Hinsicht, so verschieden ist auch der Ort der Saugstelle der Fundatrix und der Bau der Galle, welche letzteren Charaktere wir als die primären Wurzelmotive zur Artsonderung betrachtet haben.

Nachdem bei *Pineus* die obligatorische Diözie mit Migration auf die Kiefer eingeführt war, kam eine neue Artsonderung in Fluss, indem sich in Anpassung an verschiedene Kiefernarten (oder Artengruppen) neue Formen *sibiricus*, *pini*, *strobi* entwickelten. Vielleicht müssen wir sogar noch Varietäten unterscheiden. Vielleicht ist *orientalis* doch nicht synonym mit *pini*, andererseits scheint sich durch Rückanpassung an Fichte aus *strobi*, einer Art, die bei uns unter Schwächung der Geschlechtsgeneration zu energischer Parthenogenese neigt, *pineoides* gebildet zu haben.

Ein Teil der Migrantes war aber der Fichte treu geblieben und lieferte ohne Emigration Sexuparen und Sexuales. Da aber nach und nach der diözische heterogenetische Zyklus größeren Erfolg gewonnen hatte, wurde die Sexualität der Fichtenserie ungünstig beeinflusst und letztere zu einer rein parthenogenetischen bimorphen Heterogonie herabgemindert (mein „B-Zyklus“). Bei einem Teil der Arten (*Pineus*-Arten, *piceae*, *pectinatae*) verschwand der B-Zyklus vollständig. An dessen Stelle gediehen hier die C-Zyklen, insbesondere infolge der Anpassung an die Rinde, welche *nüsslini*, *piceae* und *strobi* heute bis zur Gefährdung der Amphigonie geführt haben.

Das Vorhergehende sind rein hypothetische Exkurse, welche ich nur aus dem Grunde weiter ausgesponnen habe, weil neuerdings Börner und Mordwilko, ersterer mit eiliger Preisgebung seiner biologischen Grundhypothese, die alte Auffassung verlassen haben,

ohne bei den Chermesinen für die Entstehung der Migration aus der Polyphagie annehmbare und gewinnende Motive beigebracht zu haben.

Behalten wir doch die bisherigen Anschauungen bei, ehe wir etwas Besseres an ihre Stelle setzen können.

II. Phylogenetische Wertung der Wirte und Generationen. Nomenklatur.

Wie aber auch die Entscheidung ausfallen mag, ob wir mit Mordwilko die Diözie aus der Polyphagie ableiten oder nach früherer Auffassung aus dem gelegentlichen Überflug der virgoparen Fliege monophager Arten und Anpassung ihrer Nachkommen auf dem neuen Wirte, in beiden Fällen müssen wir uns bewusst bleiben, dass eine der Wirtspflanzen der Haupt- bezw. Urwirt ist, die andere der Neben- oder Zwischenwirt. Bei Anerkennung der älteren Migrationshypothese ist diese Folgerung von Anfang an selbstverständlich, bei Annahme der Mordwilko'schen Hypothese tritt der Unterschied zwischen Haupt- und Zwischenwirt von dem Momente an deutlich in Erscheinung, wann die fakultative in die obligatorische Diözie übergeht.

Von dem Moment an vermag nur ein Wirt den Anfang und den Schluss des diözischen Heterogoniezyklus zu ernähren, das ist eben der Hauptwirt, bei den Chermesinen die Fichte, während der Neben- oder Zwischenwirt nur die mittleren Generationen ernähren kann.

Da ferner in einer früheren Periode, in einem ursprünglicheren Stadium die Heterogonie eine geringere Anzahl von Generationen enthielt, die pentagenetische bezw. pentamorphe Heterogonie aus einer tetra- bezw. trimorphen Heterogonie hypothetisch abgeleitet werden muss, da ferner die Diözie aus der Monözie entstanden ist, so muss die Fichte bezw. die auf der Fichte lebende Generationsserie als archaistischer betrachtet werden als die Generationsserie auf den übrigen Koniferen: auf Lärche, Tanne und Kiefer. Wenn ich daher in meiner ersten Erwiderung die penta- bis heptagenetische diözische Heterogonie heutiger Chermiden von einer trigenetischen monözischen Heterogonie, wie wir solche heute bei *Mindarus* vorfinden, abgeleitet hatte, so war dies durchaus logisch, gleichgültig, ob *Mindarus* heute abgeleitet oder primär trigenetisch ist. Jene Ableitung war rein hypothetisch gemeint und in diesem Sinne auch berechtigt.

Börner war es, welcher den Wirt, auf welchem die Fundatrix und die Sexuales leben, als sekundären Zwischenwirt einführen, und Kiefer, Lärche, Tanne als ursprüngliche Wirte anerkannt wissen wollte.

Börner war es ferner gewesen, welcher die auf der Kiefer, Lärche, Tanne lebenden „Virgo"-Generationen als den Ausgangspunkt, als die ursprünglichen Generationsformen aufgefasst hatte und die Sexupare auf die Fichte ausschwärmen ließ, um auf diesem Zwischenwirt durch Anpassung der Sexuales und der nachfolgenden Generationen neue Arten entstehen zu lassen.

Börner gegenüber halte ich es für sehr geboten, die nachfolgenden Folgerungen aus beiden bisher vertretenen Migrationshypothesen mit allem Nachdruck zu betonen.

1. Haupt- oder Urwirt und Neben- oder Zwischenwirt müssen scharf unterschieden werden. Börner hält es für „nicht zweckmäßig, den einen oder anderen zum ‚Nebenwirt' zu degradieren, da die Versuchung zu groß ist, die auf diesem Zwischenwirt lebenden Generationen als, Schaltglieder' nicht recht als vollwertig zu betrachten" (10, S. 134). In dieser Schlussbegründung liegt der gegensätzliche Charakter seiner ganzen Auffassung gegenüber Cholodkovsky und mir deutlich ausgesprochen, wie sich in der Folge zeigen wird.

2. Die Reihenfolge der Generationen muss in der Weise numeriert werden, dass die erste und letzte Generation des Hauptwirtes Anfang und Ende darstellt. Börner hatte „nach reiflicher Überlegung die einzelnen Generationen der Chermiden nicht mehr numeriert . . ." (10, S. 135). Früher hatte er jedoch im Sinne seiner umgekehrten Wirtsrelation numeriert, und er wendet sich neuerdings mit Unrecht gegen diese Darstellung meinerseits [5]).

3. Der Migrationscharakter der Chermesinenheterogonie muss deutlich markiert werden und in der Nomenklatur der Generationsserie zum Ausdruck gelangen. Derjenigen Generation, welche als virgopare Fliege die Wanderung vom

---

5) (10, S. 136): „Wenn übrigens Nüsslin meiner Virgo den Sinn beilegt, dass sie die erste Generation des ganzen Zyklus sei[2]) . . ., so befindet er sich damit in einem mir nicht begreiflichen Irrtum".

Ich möchte darauf Börner erwidern, dass der Irrtum doch auf seiner Seite liegen muss. Weshalb hat er denn die Virgo (das Stammvolk) mit 1. numeriert (1, S. 427), weshalb begann er die morphologische und biologische Darstellung der einzelnen Arten stets mit der III. Generation, statt mit der Fundatrix, weshalb stellte er die dichotomische Tabelle (2, S. 292) so dar, dass sie mit der Hiemalis beginnt?

Diese Frage wird er heute am besten mit dem Eingeständnis beantworten können, dass er eben irrtümlich den Zwischenwirt für den Hauptwirt und das Zwischenvolk (Exsulans) für das Stammvolk gehalten und damit eine Konfusion in der Chermidenbiologie veranlasst hatte. Gewiss hätte Börner z. B. seiner Gattung *Pineus*, als sie noch monözisch war, die Reihenfolge im Sinne unserer bisherigen Darstellung gegeben. Nachdem *Pineus* aber diözisch geworden war und die Fundatrix sich auf den Zwischenwirt verschoben hatte, begann Börner seinen Zyklus mit dem Stammvolk (Virgo, Hiemalis) als der ersten Generation.

Haupt- zum Zwischenwirt bewirkt hat und immer wieder aufs neue bewirkt, muss der Name Migrans erhalten bleiben, mag man adjektivisch ihren cecidogenetischen Charakter durch Migrans cellaris kundgeben oder nicht.

Ebenso müssen die ausschließlich auf dem Zwischenwirt lebenden direkten oder späteren Abkömmlinge der Migrans mit einem charakteristischen Namen belegt werden. Blochmann hatte sie 1889 „Alienicolae" genannt. Dieser Name, obwohl einfach und zutreffend, fand weder bei Dreyfus noch bei Cholodkovsky Aufnahme. Cholodkovsky, dessen fruchtbare und erfolgreiche *Chermes*-Forschungen fast zwei Dezennien die Vorherrschaft geführt hatten, führte die Namen Emigrans und Exsul, daneben Fundatrix spuria und intermedia ein. In meiner letzten Publikation (16) verwendete ich die allgemein gebräuchlich gewordenen Namen Cholodkovsky's im strengsten Sinne, d. h. in dem Sinne, dass Emigrans immer die Tochter einer Migrans sein muss, Exsul oder Exsulans dagegen der ungeflügelte Nachkomme einer Emigrans, gleichgültig in welchem Deszendenzgrade. Ich habe deshalb folgerichtig bei *Dreyfusia piceae*, bei welcher Art wir noch nicht sicher die Migrans kennen, nur von Exsulantes gesprochen.

Börner hat mit Recht den alten Namen Emigrans für eine Generation, welche nicht mehr aktiv wandert, sondern ein Kind eines Wanderers ist, sprachlich gerügt. Da ich ihm darin beistimme, andererseits auch den strengeren Unterschied zwischen Emigrans und Exsulans nicht für besonders wichtig halte, lasse ich jetzt Emigrans ganz fallen und setze schlechtweg Exsulans an Stelle von Emigrans + Exsulans, um so mehr als ich hierdurch bei derjenigen alten Nomenklatur, die auch sprachlich richtig ist, verbleibe und das Neue, insbesondere die besonders wichtige Entdeckung einer embryonal fixierten Aestivalis, event. in adjektivischer Form, annehmen kann.

An Stelle meiner früheren „Emigrans"[6]) setze ich jetzt

6) Börner hat mit Unrecht die Gleichsetzung meiner Emigrans mit seiner Hiemalis gerügt, wenn er (10, S. 136) sagt: „Ebenso ist Nüsslin's Homologisierung meiner (Virgo) Hiemalis mit der alten Emigrans unzutreffend." Sehen wir einmal, welche Bezeichnungen Börner an Stelle meiner Emigrans bei den einzelnen Chermesinen-Arten gesetzt hat, so gelangen wir nach Ausweis seines Hauptwerkes zum Nachfolgenden:

Bei *Chermes abietis:* statt Emigrans: Hiemalis (2, S. 125).
„ *Dreyfusia piceae:* statt Emigrans: Hiemalis (S. 138).
„ *Dreyfusia pectinatae:* statt Emigrans: Hiemalis (S. 147).
„ *Cnaphalodes strobilobius:* statt Emigrans: Hiemalis (S. 153).
„ *Pineus*-Arten: statt Emigrans: Hiemalis (S. 258, 267) oder Virgo (-Hiemalis (S. 172, 184, 188).

Wo liegt nun das Unzutreffende, zumal ich, auf *Pineus* anspielend, hinzufügte (16, S. 725): „Wo nun Emigrans und Exsulans morphologisch gleichwertig sind, vermied Börner die Ausdrücke Hiemalis und Aestivalis und setzte dafür

Exsulans vernalis, als derjenigen Generation, deren Entwickelung und Reife normal durch die Frühjahrssäfte ausgelöst wird. Dass unter günstigen Spätsommerverhältnissen die Exsulans vernalis vor der Überwinterung zur Entwickelung gelangen kann, ist kein Grund, um die Richtigkeit der Namengebung zu erschüttern, solche Ausnahmen kommen vielfach vor. Wie wir wissen, überwintern der Pappelspinner und die Nonne als Ei (junge Larve im Ei), der Maikäfer als unterirdische Imago, ausnahmsweise können aber erstere als Larven, letzterer als Imago sich schon im Spätsommer oder Herbst bemerkbar machen.

Aus Ausnahmen können Regeln werden, wie ich solches bei *Dreyfusia* für erwiesen halte, und wie eine solche Regel z. B. bei dem Schwammspinner in Amerika eingetroffen ist, der dorthin verschleppt wurde und daselbst zwei Generationen erzeugt, während bei uns nur eine zustande kommt.

Wie schon früher (16) muss ich auch heute den Börner'schen Ausdruck Hiemalis bekämpfen, sowohl für die erwachsene Frühjahrsgeneration, als für die in der Regel überwinternden Larven. Denn auch auf die durch Chitinsklerite und Wollausscheidung gefestigte „Latenz"- oder „Beharrungs"-Larve würde der Ausdruck Hiemalis nicht passen, abgesehen davon, dass der Namengeber unter Hiemalis die ganze I. Generation der auf dem Zwischenwirte lebenden Serie verstanden hat. In bezug auf die Latenzlarve sagt Börner (10, S. 142) mit Unrecht: „Aber die Latenzlarve ist nicht das Hauptcharakteristikum des Hiemalistypus, sondern seine Winterfestigkeit überhaupt, die den Aestivales nicht eigen ist."

In ähnlicher Weise sagte Börner schon früher (1) S. 423: „Den Winterläusen ist die Winterruhe zur Notwendigkeit geworden, während die Sommerläuse unfähig sind, einen Winter zu überdauern[2])." Börner beharrt mit obigem auf seiner Benennung der ersten Frühjahrsgeneration als Hiemalis und erblickt nicht in der Latenz, sondern in der Winterfestigkeit das Hauptmoment. Demgegenüber kann ich heute feststellen, dass

---

schlechtweg Virgo, oder er wählte Zusammensetzungen wie Virgo-Hiemalis . . .? Da Börner mir unter dem 20. August 1908 geschrieben hatte, dass er „prinzipiell Hiemalis = Emigrans setze", so kann ich obige Charakteristik mir gegenüber nur dadurch erklären, dass er durch das Hin- und Herschwanken und Ändern seiner Nomenklatur selbst in der Auffassung der Namen irre geworden sein muss. Die Verwirrung muss noch wachsen, nachdem er jetzt an Stelle der Hiemalis Virginogenia hiemalis gesetzt hat, eine Neuerung, der ich an anderer Stelle entgegengetreten bin. Auch mit dem Ausdruck Aestivalis hat Börner zu verschiedenen Zeiten und an verschiedenen Orten nicht streng das gleiche gemeint. Obgleich eine Aestivalis im Börner'schen Sinne erst da zu Recht besteht, wo dieselbe von der Hiemalis geschieden ist, spricht er doch bei *Pineus* von Virgo-Aestivalis (2, S. 175) und sogar schlechtweg von „Aestivalis" (2, S. 258)!

einerseits in den Jahren 1907, 1908 und 1909 aus *nüsslini*-Latenzlarven schon im August und September „Hiemalis"-Mütter massenhaft hervorgegangen sind, wie andererseits 1909 die von Börner als „Aestivales" aufgefassten *piceae*-Spätsommergenerationen den Winter über als Mütter mit ihren Eiern ausgedauert haben und, um Mitte März ins Zimmer gebracht, alsbald Jungläuse auskommen ließen. Da 1909 erst am 19. März das Frostwetter vorübergehend aufgehört hat, konnten die am 17. März gefundenen lebenden *piceae*-Mütter und Eier nur vom Spätsommer stammen. Ich kann damit die Beobachtung Cholodkovsky's, dass auch *pectinatae* im Eizustande zu überwintern vermag, auch für *Dreyfusia* bestätigen und bin genötigt, meine frühere Vermutung der ausschließlichen Überwinterung der Chermesiden im Larvenzustande zu berichtigen. Wir wissen jetzt, dass es Chermesiden gibt, welche für die überwinternde Exsulansgeneration sowohl als Mutter, wie Ei, sowohl als weichhäutige nackte Larve (*Pineus*), wie als chitingefestigte, zum Teil auch durch Wolle geschützte Larve überwintern können.

Andererseits überwintert die phylogenetisch ältere Fundatrix stets als chitingefestigte und durch Wachswolle geschützte Larve, wodurch eben der sekundäre jüngere Charakter der der Fundatrix parallelen Zwischenwirtsgeneration (Exsulans) hervorgeht.

Nicht die Winterfestigkeit, sondern die Latenzfähigkeit ist das charakteristischste Moment der Exsulanslatenzlarve: die Sommermitte lässt die Tannenlatenzlarven latent verharren. Ein Teil erwacht schon im August, September und Oktober zur Tätigkeit, ein Teil erst im Frühjahr, und zwar höchstwahrscheinlich durch Saftströmungen im Wirt.

Da die große Mehrzahl der Latenzlarven der Tannenspezies und, wie es scheint, die Exsulanslarven der Lärchenspezies erst im Frühjahr zu Wachstum und Fortpflanzung erwachen, so darf die betreffende erste Generation auf der Zwischenkonifere nicht Hiemalis, sondern muss Exsulans vernalis genannt werden, letzterer Ausdruck an Stelle der früheren Emigrans bezw. der überwinternden Exsulans i. e. S.

Ihre Larven müssen aber Latenzlarven genannt werden, nicht Hiemales, denn der Charakter der Überwinterung trifft nur für einen Teil zu, die Latenz für alle.

Wir handeln sowohl mit der Kreierung des Namens Vernalis wie mit dem Vorschlage, an Stelle der „Winterlarve" Latenzlarve zu setzen, in voller Analogie zu den ähnlichen biologischen Verhältnissen bei Entomostraken, wo wir besser von Latenzei als von Winterei sprechen. Auch für die oben erwähnten Vorkommnisse gibt es Analogien bei den Entomostraken, nämlich bei denjenigen polyzyklischen Formen, bei welchen die vorzeitige Entwickelung der Latenzeier zur Regel geworden ist.

Aller Wahrscheinlichkeit nach kommt auch bei Chermesiden eine solche zur Regel gewordene vorzeitige Entwickelung der Exsulanslatenzlarve vor, wodurch Zyklen von Exsulansgenerationen entstehen, die aus Latenzlarven hervorgehen.

4. Die Generationsserie auf dem Hauptwirt muss, entsprechend der Genese der Diözie aus der Monözie, als archaistischer aufgefasst werden, als die Generationsserie auf dem Zwischenwirt.

Weil die Generationsserie auf der Fichte älteren Ursprungs ist als die Exsulansserie auf dem Zwischenwirt, deshalb konnten sämtliche Chermidenarten gefestigte Fundatrix-Latenzlarven erwerben [7]). Aber nicht alle Chermiden haben es auch in der Exsulans-Generation zu Latenzlarven gebracht. Die *Pineus*-Arten, die wegen der Reduktion ihrer Stigmenzahl als jüngere Glieder des Chermidenphylums angesehen werden müssen, sind auf einer niederen Stufe stehen geblieben, indem ihre Exsulanslarve den ursprünglichen nackthäutigen Zustand bewahrt hat.

Weil die Fichtenserie älter ist, erscheint nicht nur die Fundatrixlarve bei allen Gattungen gefestigt und mit Wolle ausgestattet, sondern diese Larve ist, soweit bekannt, stets der Winterruhe bedürftig geworden. Anders bei der Exsulans auf der Zwischenkonifere. Hier gibt es einmal überwinternde Larven, welche noch keine schützenden Attribute erworben haben (*Pineus*); es finden sich auch Formen, bei welchen die Exsulans-Latenzlarve der

7) Börner ist (10, S. 131) gar nicht auf meinen Gedankengang eingegangen, sondern polemisiert gegen Dinge, die ich nirgends vertreten hatte. „Die Differenzierung virgogener Winterlarven hat mit der Entstehung der Fundatrix-Winterlarve nichts zu tun . . .“ Gewiss nicht? Wer hat das behauptet? Mein Abschnitt 9 (16), S. 720 sucht wahrscheinlich zu machen, dass die Fundatrix die ursprünglichere Form und damit die Fichte der Urwirt ist, weil bei allen Arten der Chermiden schon Fundatrix-Latenzlarven gebildet worden sind, während bei den auf den Zwischenwirten lebenden Exsulans-Generationen Latenzlarven noch nicht durchweg zur Ausbildung gelangt sind, und zwar noch nicht bei der phylogenetisch jüngeren *Pineini*-Gruppe.

Wäre eine Zwischenkonifere, wie dies Börner mit so großem Nachdruck verfochten hat, der Urwirt, dann wäre die auf dem Börner'schen „Zwischenwirt“ (1), S. 427 (Fichte), entstandene Fundatrix eine jüngere Form, die erst durch Anpassung der Sexuparen an die Fichte (1), S. 426, entstanden ist.

Gerade für die Pineini müsste aber eine Exulans-Latenzlarve zur Ausbildung gelangt sein, wenn die Börner'sche Anschauung zu Recht bestanden hätte, sagte er doch (1) S. 419: „Cholodkovsky beginnt mit *Chermes abietis-viridis* und *strobilobius-lapponicus*, ich halte diese hingegen für die jüngsten Zweige des Chermidenphylums²). Wir müssen die *Pineus*-Arten als die biologisch tiefste Stufe zum Ausgangspunkt unserer biologischen Untersuchungen machen.“

Es soll hier nicht verschwiegen werden, dass Börner in seinem Hauptwerk (S. 123) *Chermes (abietis-viridis)* als die „relativ ursprünglichste Gruppe“ bezeichnet hat und auch ganz in meinem Sinne *Pineus* als abgeleitet, aber biologisch auf einer niederen Stufe stehen geblieben aufgefasst hat.

Winterruhe gar nicht bedarf (*Dreyfusia*), es können desgleichen Exsulans-Mütter und Eier überwintern (Eier bei *pectinatae* und *piceae*). Diese noch nicht gefestigten, noch schwankenden Charaktere müssen wir mit dem jüngeren phylogenetischen Alter der Exsulans in Zusammenhang bringen.

Das jüngere phylogenetische Alter der Exsulans erklärt uns auch die große Mannigfaltigkeit der Exsulans-Zyklen (meiner C-Zyklen). Sie sind wahrscheinlich heute noch in der Weiterbildung begriffen, wie dies aller Vermutung nach bei *Dreyfusia* der Fall sein wird, bei welcher sich wohl die Stammrindenform (*piceae* Ratz.) aus der Trieb- und Nadelform (*nüsslini* CB) entwickelt hat[8]) oder noch entwickelt. Auch die große Variabilität und Anpassungsfähigkeit einzelner Exsulansformen gegenüber der Fundatrix[9]), ihr Auftreten an verschiedenen Wirten und Wirtsorten, die Sonderung in Vernalis und Aestivalis, die bei den verschiedenen Gattungen in verschiedenem Grade ausgesprochen ist, die Neigung zur Degenerierung der amphigonen Nachkommen, zur Bildung rein parthenogenetischer Fortpflanzungszyklen, welche noch impotente Rückfälle zur Amphigonie enthalten können (*Dreyfusia nüsslini* CB), sprechen für eine nur jüngeren Formen eigene Umbildungstendenz.

Gerade umgekehrt ist in der phylogenetisch älteren Fichtenserie eine regelmäßige Starrheit und Einfachheit entstanden. Der alte „B“-Zyklus (16, S. 740 und 747) zeigt keine Rückfälle zur Gamogenese mehr, tritt regelmäßig nur bigenetisch auf, was auf eine lange phylogenetische Periode schließen lässt, in welcher der völlige Ausfall der Sexupara- und Sexuales-Generationen ohne jegliche Neigung zum Rückfall Gesetz geworden ist[10]).

III. Parthenogenetische Spezies.

Nur in einem Punkte scheint heute noch eine Weiterentwickelung der Fichtenserie, in dem Sinne einer Divergenz zwischen den Generationen des „A“- und „B“-Zyklus, stattzufinden.

Cholodkovsky hat zuerst diese Unterschiede hervorgehoben und ist so weit gegangen, dass er beide Zyklen zuletzt als verschiedene Arten (*Chermes viridis* und *abietis*, *Cnaphalodes strobilobius* und *lapponicus*) getrennt hat.

8) Börner vertritt die entgegengesetzte Entwickelungsrichtung.

9) Börner selbst spricht (7, S. 16) bei der Reblaus von der „beschränkten Anpassungsfähigkeit der Fundatrix“, und sagt weiter, „nur die Virgogenia“ (die der Exsulansserie entspricht) „der Reblaus, die verderbliche Wurzellaus, hat es verstanden, sich der Europäerrebe weitgehend anzupassen, was der Fundatrix bis auf den heutigen Tag nicht recht geglückt ist“.

10) Im Gegensatz zu meiner Auffassung hält Börner den „Monoeca“-Zyklus für das jüngste Glied des Chermidenphylums.

Börner hatte bekanntlich die genannten Arten als Parallelreihen je einer Art *Chermes abietis* und *Cnaphalodes strobilobius* wieder vereinigt. Er hat dies getan, einmal weil er keine konstanten Unterschiede innerhalb der Fundatrices finden konnte, vor allem aber, weil er glaubte, in einer von ein und derselben Fundatrix erzeugten Galle sowohl monözische Fliegen des „B-Zyklus" als auch diözische Fliegen des „A-Zyklus" gefunden zu haben. Ich hatte dieses letztere Argument als ein experimentell gesichertes und völlig beweiskräftiges aufgenommen und war mit Börner zur älteren Dreyfus'schen Auffassung zurückgekehrt (15, 16).

Neuerdings hat jedoch Cholodkovsky (11, S. 770ff. und 771, Fußn. 5a) einerseits seine Experimente zugunsten seiner Auffassung zum ersten Male mitgeteilt, andererseits die Möglichkeit nahegelegt, dass in dem Börner'schen Falle der Mischgallen Fundatrices von beiden Formen die Galle erzeugt und in eine und dieselbe Galle ihre Larven entlassen haben konnten, so dass die endgültige Entscheidung über Trennung oder Vereinigung obiger Formen zurückgestellt werden muss. Bis dahin müssen wir zu der Nomenklatur Cholodkovsky's zurückkehren.

Phylogenetisch sehr interessant wäre es, wenn der Unterschied zwischen der Fundatrix von *Ch. abietis* und *viridis* wirklich als konstant befunden würde, wie dies Cholodkovsky will, Börner aber bezweifelt. Da auch Cholodkovsky zugegeben hat, dass bei *Cnaph. strobilobius* und *lapponicus*[11]) keine konstanten Unterschiede in der Fundatrix nachweisbar sind, so wäre die Divergenz der „A"- und „B"-Zyklen von *Ch. abietis* CB schon bis zur spezifischen Trennung von *abietis* und *viridis* fortgeschritten, während die „A"- und „B"-Zyklen von *Cnaph. strobilobius* noch nicht zu einer bis auf die Fundatrix zurückgreifenden spezifischen Trennung geführt hätten.

Wir hätten somit zwei verschieden weit gediehene, zur Artbildung führende Werdeprozesse vor uns, und auch hier träte uns wieder entgegen, dass die Gattung *Chermes* es weiter gebracht hat als *Cnaphalodes,* weil erstere eben die älteste Chermidengattung darstellt.

Die absolute Zurückweisung der Möglichkeit einer Artbildung durch Parthenogenese von seiten Börner's (3, S. 170): „Da es schlechterdings nicht vorstellbar ist, dass die im normalen Zyklus

11) Neuerdings erkennt Börner (8) einen *Cnaphalodes lapponicus* Chld. jedoch in einem anderen Sinne als Cholodkovsky an, indem er den *Cnaphalodes lapponicus* als eine neue nordische, aber diözische Art auffasst. Diese Auffassung begründet Börner zunächst mit seiner Entdeckung einer Exsulans-Latenzlarve auf Lärche, welche von der *strobilobius*-Latenzlarve vor allem durch die Trennung des Kopfpronotalschildes in 4 Teile und durch die mediane Trennung der mesonotalen Spinal- und Pleuraldrüsen abweicht.

einer Organismengruppe verbreitete Parthenogenese die Ursache zur Entstehung neuer Rassen, Varietäten oder Arten sein kann," finde ich nicht gerechtfertigt, wie ich schon frühere (16, S. 75) ausgesprochen hatte [12]).

Ich möchte gegenüber Börner auf das 10. Kapitel Winkler's (20, S. 147) verweisen, in welchem die Frage über den Zusammenhang von Variation (Mutation) und Parthenogenese diskutiert und die Möglichkeit bejaht wird, dass die Variation auch nach dem Eintritt des Geschlechtsverlustes fortschreiten kann. Ja es scheint sogar, dass es gerade die Parthenogenese gewesen ist, welche bei einzelnen Chermiden der Gattungen *Dreyfusia* und *Pineus* zur Variation geführt hat und zwar verbunden mit einer Schwächung oder dem völligen Verlust der Sexualität.

Ich habe schon 1903 (14, S. 15 u. 17, S. 206) wahrscheinlich zu machen gesucht, dass infolge des besonderen Gedeihens der Exsulans auf der Tanne bei *Dreyfusia piceae* (jetzt *nüsslini* CB) und der Tendenz zur Wiederholung virgoparer Nachkommen sowie ihrer Variabilität, eine Schwächung der Sexualität hervorgerufen werden konnte.

Auch Strassburger hatte 1904 und 1907 nach Winkler (20, S. 147) angenommen, „der Polymorphismus habe eine schließlich bis zur Sterilität führende Geschlechtsschwächung verursacht".

Dass aber aus solchen zur reinen Parthenogenese neigenden Formen konstante Typen, also „Spezies" werden können, scheint keineswegs ausgeschlossen. Auch Winkler sagt (20, S. 148): „Und da das ausgleichende Moment der Amphimixis bei apomiktischen Pflanzen ja wegfällt, so können sich eben auch alle durch Mutation entstandenen apomiktischen Einzeltypen konstant erhalten."

Was also auch die letzte Ursache der parthenogenetischen Tendenz sein mag, ob sie in Ernährungsbedingungen oder chemisch-physikalischen Erscheinungen zu suchen ist, sobald sie aus der fakultativen in die habituelle Erscheinungsform übergeht und zum Geschlechtsverlust geführt hat, ist kein Grund vorhanden, an der Entstehung neuer Spezies durch Parthenogenese zu zweifeln.

IV. Genese der Zwischenwirtszyklen.

Die Ableitung der Diözie aus der alten Monözie auf der Fichte führt auch zu der Erklärung, weshalb die Exsulans-Serien auf dem Zwischenwirt eine so große Verschiedenheit von

12) Wenn Börner (19, S. 17) sagt: „überall haben sich bis jetzt . . . die rein parthenogenetischen Arten als Teilglieder heterogenetischer Arten herausgestellt," so ist dies lediglich eine zuversichtliche Meinung Börner's, der jedoch ebensowohl andere Meinungen, wie zahlreiche Beobachtungen entgegenstehen.

Gattung zu Gattung zeigen, und allem Anschein nach noch in der Jetztzeit in Umbildung begriffen sind.

Der normale Weg führte von der ungeflügelten Virgopara, wie heute noch bei monözischen Aphiden, zur Sexupara. Auch in den ersten Phasen der obligatorischen Diözie wird aus der Exsulans die Sexupara entstanden sein; d. h. es werden alle Kinder der Exsulans vernalis zu Sexuparen geworden sein (16, S. 139 und Schema IV, Fig. 1). Aus diesem ursprünglichsten und einfachsten Verhalten lassen sich nun drei Varianten ableiten:

a) Ein Teil der Eier bleibt latent auf den Organen des Zwischenwirts und entwickelt sich erst im Folgejahr, der andere Teil entwickelt sich zu Sexuparen, die auf den Urwirt zurückwandern. Da auf solche Weise in einfachster Weise die Fortexistenz der Exsulans auf dem Zwischenwirt gesichert werden konnte, wird die erfinderische Natur, um mich bequem auszudrücken, diesen Weg vor allem beschritten haben. Dass bei der speziellen Tendenz der Chermiden, im ersten Larvenstadium zu überwintern, durch welche sie sich vor allem von den Aphiden unterscheiden, an Stelle des Eies bald eine Larve und bei der ältesten Gattung eine geschützte Larve mit Chitinskleriten und Wachswolle getreten ist, also eine echte Latenzlarve, das bedeutet keinen prinzipiellen Unterschied gegenüber der Eilatenz. Wir haben oben gesehen, dass es in der Exsulans-Serie noch heute Arten gibt, welche zum Teil als Ei, zum Teil als gefestigte Larven überwintern, also teils Ei-, teils Larvenlatenz zeigen.

Von den drei oben genannten Varianten erscheint diese erste unter den Chermiden einzig noch bei *Chermes* (*viridis*) (Schema V, Fig. 1). Deshalb bildet diese Gattung für unsere Auffassung den Ausgangspunkt der Biologie für alle Chermiden mit Larvenlatenz, also für *Dreyfusia*, *Aphrastasia* und *Cnaphalodes*.

Es verdient hier hervorgeboben zu werden, dass *Chermes* i. e. S. auch morphologisch die ursprünglichste und einfachste Form ist, da zwischen der Fundatrix und der Exsulans in der Bildung der Drüsen kein, in der Bildung der Platten nur ein minimaler Unterschied besteht, indem bei der Exsulans die vier pronotalen Einzelplatten der Fundatrix zu einem einzigen Schilde verwachsen sind. Die Exsulans von *Chermes* i. e. S. ist also auch morphologisch auf einem ursprünglicheren Stande stehen geblieben, als bei allen anderen *Chermesini*.

b) Eine zweite biologische Variante wurde dadurch ermöglicht, dass die Larven der Exsulans noch kein Ruhebedürfnis, keine Latenz erworben haben, sondern Generation auf Generation je nach der Saison in größerer oder geringerer Anzahl fortzeugen (Fig. 1, Schema III). Diese Variante hat zu dem biologischen „C^1-Zyklus“

(16, S. 743) der Pineini geführt. Schon die im Sommer aus den Eiern der Migrans entstandene Junglarve kann, wie eigene Versuche bei *orientalis* gezeigt haben, sich häuten und weiter entwickeln, die Tochter der Exsulans vernalis spaltet sich erst im späteren Larvenstadium (nach Börner erst im zweiten oder dritten) in Sexupara und Exsulans. Die Sexupara konnte hier aus der Exsulans entstanden zu sein, nicht umgekehrt, obwohl auch die entgegengesetzte Auffassung möglich ist.

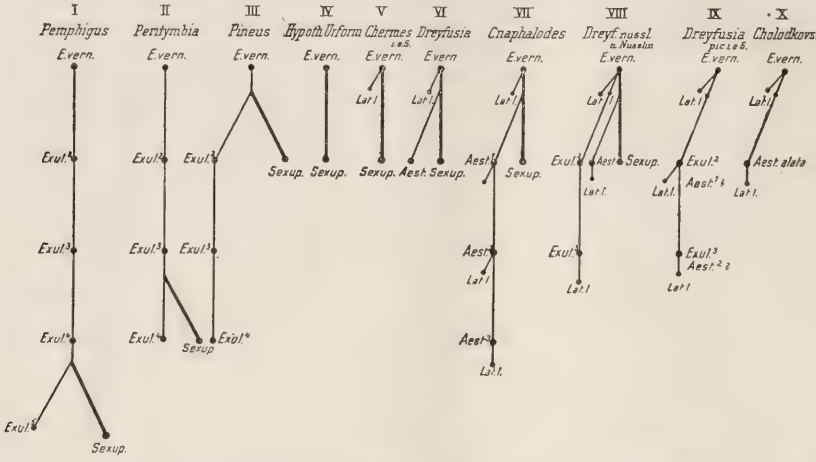


Fig. 1. Genese der Zwischenwirts-Serie. Die dicken Striche bedeuten die Entwickelungslinie zur Sexupara. Von I—III rückt die Sexuparadifferenzierung immer weiter nach dem Frühjahrsbeginn und in die erste Exsulansgeneration vor. Bei allen *Chermesini* ist sie ab ovo jünger als die echte Aestivalis. In IX und X ist sie ganz erloschen.

Wir wollen im Hinblick auf die Biologie von *Pineus* nicht unterlassen, an die Biologie einzelner Pemphiginen zu erinnern, z. B. des *Pemphigus nidificus-poschingeri* Fig. 1, Schema I, oder an die näher verwandte Phylloxerine *Peritymbia vitifolii* (Reblaus)[13]), Fig. 1, Schema II. Bei *nidificus-poschingeri* entsteht die Sexupara erst durch die Kühle des Herbstes (September, Oktober) aus einem späten Glied der Exsulantenserie, kann aber künstlich durch Kältewirkung aus einem früheren Gliede der Exsulanskette erzeugt

13) Das Schema Börner's von der Biologie der Reblaus (4, S. 4) zugrunde legend, gelangen wir zu Schema II in Fig. 1. Es zeigt sich hier, dass die den Chermesinen so nahe stehende Phylloxerine biologisch noch viel näheren Anschluss an die Pemphiginen zu erkennen gibt als etwa *Pineus*. Weshalb Börner die Reblaus diözisch nennt, ist nicht recht klar. Wenn verschiedene Organe und Orte eines und desselben Wirtes schon „Diözie" bedeuten, wie soll man dann die Biologie einzelner Chermesinen, deren Exsulanten-Serie teils an Nadeln, teils am Stamm leben, benennen?

werden (18). Dass die Tochter der Migrans von *nidificus-poschingeri*, welche 1909 am 30. Mai entschlüpfte, schon am 20. Juni Exsulanslarven einer zweiten Generation zu erzeugen vermochte, konnte ich heuer feststellen (19). Hier geht also zweifellos die Sexupara nicht aus dem ersten Nachkommen der Migrans, wie normal bei *Pineus*, sondern aus einer späteren Generation hervor.

Ein Hauptunterschied zwischen der Biologie von *Pemphigus nidificus-poschingeri* und *Pineus* liegt in folgenden Momenten:

1. *Pemphigus* vollendet seine polygenetische diözische Heterogonie in einem Jahre, *Pineus* in zwei Jahren.
2. Trotz der kürzeren Ablaufsfrist ist die *Pemphigus*-Heterogonie reicher an Generationen als diejenige von *Pineus*.
3. Der Grund hierzu liegt in dem Fehlen irgendeiner Latenz bei *Pemphigus*, bei welcher nur das im Oktober und November abgelegte Winterei ruht, während bei *Pineus* eine relative Latenz schon zur Entwickelung gekommen ist. Die Anfang Juli der Migrans entschlüpfenden Larven bleiben zum Teil im ersten Stadium stehen, zum Teil erzeugen sie noch verfrühte Mütter, deren Junglarven (oder Eier) überwintern. In diesem Falle tritt eine Parallele zu *Pemphigus* insofern hervor, als die Sexupara aus einer späteren Generation der Exsulansserie entstanden ist, jedoch nicht im Herbst, sondern im ersten Frühjahr.

Nach dem Vorgetragenen stehen sich *Pineus* und *Pemphigus* biologisch nicht so ferne. Jedenfalls bildet *Pineus* einen Gegensatz zu allen *Chermesini* (vgl. 16, S. 750).

c) Eine dritte Variante führt zu den Vorkommnissen bei *Cnaphalodes*, *Aphrastasia* und *Dreyfusia*. Hier entstehen echte Sommergenerationen (C^2-Zyklus), (16, S. 745 u. 747), Aestivales (Börner), sie sind jedoch nicht aus den Latenzlarven der Exsulans vernalis entstanden, sondern aus den Sexuparalarven derselben (vgl. Fig. 1, Schema VI, VII, VIII) und zwar auf der Stufe zu Ende des ersten Larvenstadiums, sie sind daher infolge einer späteren Abspaltung entstanden und haben nichts gemein mit der Abspaltung der Latenzlarven von *Chermes* i. e. S., oder der Teilung bei *Pineus* und *Pemphigus* in Exsulanten und Sexuparen. Infolge dieser phylogenetisch später erfolgten Aestivalis-Differenzierung bei den genannten *Chermesini* stehen sich Aestivalis und Sexupara morphologisch näher als beide den Exsulans-Latenzlarven. Auch erfolgt die Aestivalis-Sexupara-Differenzierung ontogenetisch auf einer späteren Stufe als die Sonderung der Exsulans-Latenzlarve. Es ist eines der Hauptverdienste Börner's, festgestellt zu haben, dass die Sonderung von Latenzlarve einerseits und Aestivalis-Sexuparalarve andererseits schon embryonal erkennbar ist. Diese Entdeckung konnte ich für *Dreyfusia nüsslini* CB vollauf bestätigen (17, S. 221).

In meinem Stuttgarter Vortrage (17) hatte ich angegeben, „dass auch die Sexupara im ersten Stadium der Junglarve (17, Fig. 2) an ihrem deutlich größeren Vorderhirn unterschieden werden kann", so dass danach „die von einer und derselben Mutter stammenden, später so verschiedenartigen Nachkommen: die Hiemalis-Beharrungslarven, die Nadelaestivales und die Sexuparen auch schon ab ovo verschieden" wären. Auf diese Stelle bezugnehmend hat später Börner (5, S. 648) meine obigen Angaben nachgeprüft, aber nicht bestätigen können.

Ich habe deshalb eine Untersuchung meiner sämtlichen Präparate vorgenommen, eingehender, als es mir im vergangenen Mai möglich gewesen war, damals, als der schon früher ausgearbeitete Vortrag infolge der unterdessen neu erschienenen Monographie Börner's rasch allerlei Ergänzungen erfahren musste.

Fig. 2.

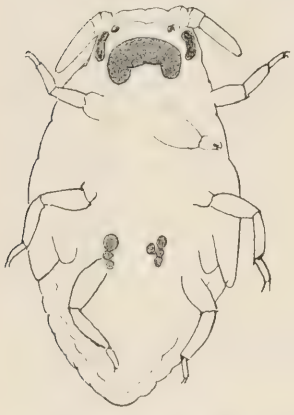


Fig. 3.

Fig. 2. *Dreyfusia nüsslini.* Sexupare (Nymphe) im 4. Stadium. Gehirn groß, infolge der Sehlappen hufeisenförmig herabgezogen. 2 Ocellen sichtbar. Genitalien noch klein. Fühler und Beine relativ groß. 0,83 mm l. Schematisch.

Fig. 3. *Dreyfusia nüsslini.* Aestivalis im 4. Stadium. Eierlegerin. Gehirn klein und quer, 3ocellige Larvenaugen. Fühler und Beine klein. Genitalien (sichtbare Endfächer und Eifächer) groß. ca. 0,8 mm l. Schematisch.

Die Ergebnisse dieser Nachprüfung veranlassen mich zu der nachfolgenden wesentlichen Berichtigung. Danach ist zwar in bezug auf das Gehirn eine Unterscheidung im ersten Stadium der Junglarven der Exsulans, Aestivalis und Sexupara bei *Dreyfusia nüsslini* CB möglich, aber für die Aestivalis und Sexupara nicht ab ovo, sondern erst gegen das Ende des ersten Stadiums vor der Häutung zum zweiten Stadium. Dagegen ist für Aestivalis und Sexupara einerseits und Exsulans-Latenzlarve andererseits der Unterschied, wie im Hautskelett und in der Borstenbildung, so auch im Bau des Gehirns, schon ab ovo vorhanden.

Die Exsulans-Latenzlarve hat vom Ausschlüpfen an ein von vorn nach hinten schwach entwickeltes Gehirn. Die beiden Oberschlundganglienhälften sind außerdem in einem äußerst stumpfen Winkel zueinander gerichtet, indem die längeren Achsen ihrer

ellipsoiden Formen fast genau quer (bilateral) gerichtet sind (17, Fig. 1, S. 221). Die größte Breite des Gehirns der Latenzlarve ist keineswegs stets geringer als die größte Breite beim Aestivalis- und Sexupara-Gehirn. Nach meinen Messungen schwankt die erstere zwischen 17 und 25 % der Gesamtlänge des Körpers, die größte Breite des Gehirns der Aestivalis und Sexupara zwischen 18 und 24 % der Gesamtlänge[14]). Trotzdem macht das Gehirn der Latenzlarve einen wesentlich kleineren Eindruck. Seine prozentual große Breite rührt einmal von dem stumpfen Winkel her, unter welchem die beiden Hälften in der Quere angeordnet sind, dann aber von der gestauchten Gestalt des Körpers der Latenzlarve.

Der wesentlichste Charakter des Gehirns der Latenzlarve gegenüber der jüngsten Aestivalis- und Sexuparalarven liegt:

1. in der queren Richtung der Längsachsen der beiden Gehirnhälften,
2. in der geringen Entwickelung von vorn nach hinten,
3. in der geringen Entwickelung nach hinten überhaupt, indem sein Hinterrand entweder in der Linie zwischen den beiderseitigen hintersten Ocellen, oder vor derselben gelegen ist (vgl. 17, Fig. 1). Im übrigen kann der stumpfe Winkel der beiden Hälften des Gehirns, die relative Größe der langen und kurzen Achse der Einzelhälften, sowie die Gesamtgröße und die Lage nicht unerheblich schwanken.

Im Gegensatz zu dem Gehirnbau der Latenzlarve steht nun der Gehirnbau der jüngsten Larvenform bei Sexupara und Aestivalis. Er kennzeichnet sich dadurch, dass es:

1. eine dem rechten Winkel sich nähernde Winkelstellung der beiden Längsachsen der Gehirnhälften annimmt (17, Fig. 2, S. 221)[15]),
2. von vorn nach hinten stark entwickelt ist,
3. eine mehr oder weniger starke Ausladung hinter das Ocellenauge erleidet.

Je jünger die Aestivalis-Junglarve ist, desto ähnlicher ist ihr Gehirnbau demjenigen der Sexupara. Aber schon gegen Ende des ersten Stadiums macht sich eine Divergenz geltend, indem bei der Sexupara die Winkelstellung der Gehirnhälften den rechten Winkel erreicht oder zum spitzen Winkel hin überschreitet und die Ausladung nach hinten zunimmt, während die Aestivalis in diesen Charakteren den umgekehrten Entwickelungsgang einschlägt. Noch deutlicher zeigt sich diese

14) In diesem Sinne sind also sowohl meine früheren Angaben (17), als auch die Angaben Börner's (5, S. 648, Fußnote 2 und a. a. O.) zu berichtigen.

15) Ob die in 17, Fig. 2 abgebildete Larve eine Aestivalis oder Sexupara ist, wird in diesem jungen Stadium kaum zu entscheiden sein. Das Präparat stammt

Divergenz in den späteren Stadien der Sexupara und Aestivalis, in dem zweiten Stadium oder gar im vierten Stadium der erwachsenen Aestivalis (Fig. 3) und der Nymphe der Sexuparen (Fig. 2). Jetzt ist das Gehirn der Aestivalis-Mutter zu dem Typus zurückgekehrt, welchen die Latenzlarve zeigt und welcher überhaupt bei allen ungeflügelten Generationen, auch bei der Fundatrix und bei den Sexuales der Chermiden die Regel ist[16]). Dass die junge Aestivalis im jüngsten Stadium ihrer Entwickelung den Gehirntyp der Sexuparen-Schwester trägt, gibt uns deutlich zu erkennen, dass sie aus der Sexupara phylogenetisch entstanden ist, als eine ungeflügelte Schwester der Sexupara, der die Aufgabe zuteil geworden war, auf der Zwischenkonifere zu verbleiben[17]). (Schluss folgt.)

---

aus dem Jahr 1902 und war damals als Sexupara etikettiert worden, zu einer Zeit, als es noch keine Aestivalis-Hiemalis-Unterscheidung gab. Was die Fig. 1 betrifft, so ist dieselbe in der Tat, wie Börner hervorhebt, eine Exsulans-Latenzlarve, auch ich hatte sie nie anders gedeutet (bei der Demonstration in Stuttgart wurde sie auf der beigegebenen Zeichnung Hiemalis genannt), ich hatte im Text (17, S. 222) nur deshalb auf die Fig. 1 hingewiesen, weil ich Fig. 2 für eine differenzierte Sexupara gehalten und geglaubt hatte, dass die Aestivalis im Gehirnbau mit der Exsulans übereinstimme. Das war ein Irrtum, den Börner mit Recht betont hatte.

16) Der Gehirnbau in diesem Stadium zeigt deutlich, dass die Aestivalis sich regressiv gegenüber den jüngeren Stadien entwickelt. Es erscheint diese Tatsache nicht gleichgültig bei der Entscheidung der genetischen Frage, ob sich die Aestivalis aus der Sexupara entwickelt, oder ob das Umgekehrte der Fall gewesen ist.

17) Das Gesagte gilt natürlich nur für die *Chermesini* mit Aestivalis-Differenzierung und späterer Abspaltung der Aestivalis aus der Sexupara, nicht für *Pineus* und *Pemphigus*, wo die Sexupara aus der Exsulans hervorgehen kann. Umgekehrt scheint Börner bei *Pineus* im Texte (2, S. 170) seine *Pineus*-Aestivalis eine Zeitlang „die gleiche Entwickelung zur Sexupara“ [2]) einschlagen, dann spätestens aber vor der zweiten Häutung zur Aestivalis-Virgo zurückkehren zu lassen.

Dieser Auffassung widersprechen aber seine graphischen Schemas (10, S. 139, Fig. 1 und 5, S. 657), auf welchen die Tochter der Hiemalis eine Zeitlang zur Aestivalis läuft und erst in der Mitte ihres Weges (von 1 zu 2) sich mit einem Teil ihrer Nachkommen zur Sexupara entwickelt.

Ebenso lässt Börner auch bei den *Chermesini* an den meisten Stellen seines Textes und überall in der graphischen Darstellung umgekehrt die Sexupara aus der Aestivalis in dem Sinne hervorgehen, dass die Entwickelung zuerst in der Aestivalis-Richtung läuft und erst später unter günstigen Witterungsverhältnissen die Sexuparen entstehen. Selbst bei *Chermes abietis*, bei der es gar keine Aestivalis gibt, lässt Börner die Nymphen aus „Aestivalis-Larven“ entstehen (2, S. 247), bei *Cnaphalodes* leitet er die zur Sexupara führenden Bestandteile auf dem 3. Stadium der Aestivalis ab (S. 159), ebenso deutlich geht diese Anschauung Börner's aus seinem Schema auf S. 292 hervor, wo die Sexupara auf einer gewissen Stufe aus der Aestivalis abgeleitet wird.

Über das Verhalten einiger fester, in Flüssigkeiten schwebenden, Körper bei den Phänomenen der Hygromipisie.

Von Prof. A. Capparelli.

Gegenwärtige Mitteilung schließt sich den bereits im Biol. Centralbl. erschienenen an[1]). Ich hatte bereits früher das Verhalten einiger, in fein zerteiltem Zustand in destilliertem Wasser schwebend erhaltenen festen Körper untersucht. Doch zeigten solche anorganische Körper, wie fein sie auch immer verteilt sein mochten, offenbar die Neigung, sich niederzusetzen, sich am unteren Ende der Flüssigkeitssäule D (der niedersteigenden Flüssigkeit) zu versammeln, während es die Genauigkeit des Versuchs erheischt hätte, dass der schwebende Körper während des zur Feststellung der hygromipisimetrischen Zeit erforderlichen Zeitraums, gleichmäßig auf die gesamte flüssige Masse verteilt bliebe. Folglich ersetze ich in einer Reihe von Versuchen das destillierte Wasser als Flüssigkeit A und D durch eine kolloidale Lösung, damit diese die eingeführten Körper während der Beobachtungszeit schwebend erhielte.

Zur Verwendung kamen von anorganischen Stoffen: Talk und feinster Schmirgel, von organischen, Stärke und rote Blutkörperchen.

Zuerst machte ich jedoch den Versuch, den Schmirgel in destilliertem Wasser zu suspendieren; da es sich um ein äußerst feines Pulver handelte hielt sich dasselbe eine genügende Zeit schwebend. Die Versuchsergebnisse sind in Tabelle 1 zusammengestellt.

Tabelle 1.

Laufende Nr.	Temperatur C.°	Flüssigkeit D	Höhe der Flüssigkeit im Kapillarrohr mm	Flüssigkeit A	Durchmesser des Kapillarschnittes mm	Hygromipisimetrische Zeit
1	15,5	Destilliertes Wasser mit Schmirgel Nr. 0 10%.	23	Destilliertes Wasser	0,9	13"6
2	15,5	Id. 5%	23	„ „	0,9	30"
3	15,5	Id. 2,5%	23	„ „	0,9	44"
4	15,5	Id. 1,25%	23	„ „	0,9	1'39"
5	15,5	Id. 0,62%	23	„ „	0,9	2'20"
6	15,5	Id. 0,31%	23	„ „	0,9	3'30"
7	15,5	Id. 10%, nachträglich filtriert	23	„ „	0,9	—

1) Ein physikalisch-chemisches Phänomen und seine Anwendung in der Biologie. Biol. Centralbl. Bd. XXVII, Nr. 20, 1. Okt. 1907. — Die Phänomene der Hygromipisie. Ibid. Bd. XXVIII, Nr. 15—16. August 1908.

Aus der Tabelle ist ersichtlich, dass sich der einfach suspendierte Schmirgel gerade so verhält als ob er in der Flüssigkeit D gelöst wäre. In anderen Worten, die Flüssigkeit D verhält sich den Phänomenen der Hygromipisie gegenüber wie eine Flüssigkeit von größerer Dichte. Um den Verdacht zu eliminieren, dass im Schmirgel wasserlösliche Stoffe enthalten sein könnten, wurde die betreffende Flüssigkeit filtriert; das Filtrat machte keinen Wechsel mehr mit der Flüssigkeit A, da es durch die Filtration wieder zu destilliertem Wasser wurde. Zum weiteren Beweis setzte ich beiden Flüssigkeiten A und D Schmirgel zu; zu D jedoch in größerer Menge als zu A. Tabelle 2 zeigt, dass sich D wie die dichtere Flüssigkeit benimmt.

Tabelle 2.

Laufende Nr.	Temperatur C.°	Flüssigkeit D	Höhe der Flüssigkeit im Kapillarrohr mm	Flüssigkeit A	Durchmesser des Kapillarschnittes mm	Hygromipisimetrische Zeit
1	15	Destilliertes Wasser mit Schmirgel 10 % . . .	23	Destilliertes Wasser mit Schmirgel 5 % . . .	0,9	19″
2	15	Id.	23	Id. 2,5 %	0,9	18″
3	15	„	23	Id. 1,25 %	0,9	12″
4	15	„	23	Id. 0,62 %	0,9	11″
5	15	„	23	Id. 0,31 %	0,9	9″6
6	15	„	23	Destilliertes Wasser . .	0,9	8″
7	15	„	23	Id. mit Schmirgel 5 %, nachträglich filtriert .	0,9	8″

Die mit obigen übereinstimmenden Angaben über Talk wurden bereits in der zweiten der oben zitierten Arbeiten mitgeteilt und brauche ich sie hier nicht zu wiederholen. Auch organische Körper, z. B. Stärke, zeigen dasselbe Verhalten, wie aus Tabelle 3 u. 4 ersichtlich ist.

Wie bei den vorigen Versuchen wurde auch die stärkehaltige Lösung durch nachträgliche Filtration kontrolliert und das Ergebnis war, dass die hygromipisimetrische Zeit mit der für reines destilliertes Wasser genau übereinstimmte.

Bei den weiteren Versuchen kamen nicht mehr, wie früher, destilliertes Wasser, sondern Gummilösungen zur Verwendung, in welchen auch schwerere anorganische Körper, wenn genügend fein gemahlen und gleichmäßig in der Flüssigkeit verteilt, eine Zeitlang suspendiert bleiben, die bequem zur Bestimmung der hygromipisimetrischen Zeit ausreicht. Die so gewonnenen Resultate scheinen mir zuverlässiger als die mit destilliertem Wasser erhaltenen.

Tabelle 3.

Laufende Nr.	Temperatur C.°	Flüssigkeit D	Höhe der Flüssigkeit im Kapillarrohr mm	Flüssigkeit A	Durchmesser des Kapillarschnittes mm	Hygromipisimetrische Zeit
1	15,5	Destilliertes Wasser mit 10% Stärke	23	Destilliertes Wasser	0,9	21″3
2	15,5	Id. mit 5% Stärke . .	23	„ „	0,9	32″2
3	15,5	Id. mit 2,5% Stärke .	23	„ „	0,9	50″
4	15,5	Id. mit 1,25% Stärke .	23	„ „	0,9	1′46″
5	15,5	Id. mit 0,62% Stärke .	23	„ „	0,9	2′52″
6	15,5	Id. mit 0,31% Stärke .	23	„ „	0,9	4,47″
7	15,5	Id. mit 10% Stärke filtr.	23	„ „	0,9	—

Tabelle 4.

Laufende Nr.	Temperatur C.°	Flüssigkeit D	Höhe der Flüssigkeit im Kapillarrohr mm	Flüssigkeit A	Durchmesser des Kapillarschnittes mm	Hygromipisimetrische Zeit
1	14,6	Destilliertes Wasser mit 10% Stärke	23	Destilliertes Wasser mit 5% Stärke	0,9	37″
2	14,6	Id.	23	Id. mit 2,5% Stärke .	0,9	25″
3	14,6	„	23	Id. mit 1,25% Stärke .	0,9	23″
4	14,6	„	23	Id. mit 0,62% Stärke .	0,9	21″
5	14,6	„	23	Id. mit 0,31% Stärke .	0,9	18″
6	14,6	„	23	Destilliertes Wasser . .	0,9	16″
7	14,6	„	23	Id. mit 5% Stärke nachträglich filtriert . . .	0,9	16″

Folglich wurde die hygromipisimetrische Zeit für zwei Gummilösungen von bekannter Konzentration bestimmt und zwar diente als Flüssigkeit D eine 10%ige wässerige Gummilösung, als Flüssigkeit A eine solche zu halbem Titel (5%), die ich noch allmählich verdünnte, wie aus Tabelle 5 ersichtlich ist.

Nachdem ich so über das Verhalten beider Lösungen näher unterrichtet war, suspendierte ich in denselben der Reihe nach Schmirgel Nr. 0, Talk, Stärke und rote Blutkörperchen. So wurde nach Möglichkeit dem Übelstande des allzuraschen Niedersinkens der schwereren Körper und der daraus entspringenden Fehlerquellen vorgebeugt.

Man ersieht aus Tabelle 6, dass in Hinsicht auf die Phänomene der Hygromipisie der Schmirgel der Flüssigkeit die nämlichen Eigenschaften verleiht als wäre er in der Gummilösung gelöst.

Tabelle 5.

Laufende Nr.	Temperatur C.°	Flüssigkeit D	Höhe der Flüssigkeit im Kapillarrohr mm	Flüssigkeit A	Durchmesser des Kapillarschnittes mm	Hygromipisimetrische Zeit
1	14,5	Wässerige 10%ige Lösung v. Gummi arabicum	23	Wässerige Lösung von Gummi arabicum 5%	0,9	2'28"
2	14,5	Id.	23	Id. 2,5%	0,9	1'27"
3	14,5	„	23	Id. 1,25%	0,9	1'5"
4	14,5	„	23	Id. 0,62%	0,9	55"
5	14,5	„	23	Id. 0,31%	0,9	51"
6	14,5	„	23	Destilliertes Wasser . .	0,9	45"

Tabelle 6.

Laufende Nr.	Temperatur C.°	Flüssigkeit D	Höhe der Flüssigkeit im Kapillarrohr mm	Flüssigkeit A	Durchmesser des Kapillarschnittes mm	Hygromipisimetrische Zeit
1	14,5	Wässer. 10%ige Lösung von Gummi arabicum mit 10% Schmirgel .	23	Wässerige Lösung von Gummi arabicum 5%	0,9	22"
2	14,5	Id.	23	Id. 2,5%	0,9	18"
3	14,5	„	23	Id. 1,25%	0,9	17"
4	14,5	„	23	Id. 0,62%	0,9	15"
5	14,5	„	23	Id. 0,31%	0,9	14"
6	13,5	„	23	Destilliertes Wasser . .	0,9	12"3

Die Wirkung der suspendierten Körper ist eine unverkennbare, gleichwohl ob dieselben in der einen oder der anderen der beiden Flüssigkeiten enthalten sind, wie Tabelle 7 zeigt.

Ebenso verleiht der zwei gleichdichten Gummilösungen in verschiedener Menge einverleibte Schmirgel denselben alle die erwähnten Eigenschaften, so dass sie sich gegeneinander wie zwei Flüssigkeiten von verschiedener Dichtigkeit verhalten (s. Tabelle 8).

Für Talk, der in wässerigen Lösungen rasch zu Boden sinkt, wurden ebenfalls in Gummiaufschwemmungen Versuche angestellt, deren Ergebnisse mit den im destillierten Wasser gewonnenen identisch sind (s. Tabelle 9 u. 10).

Über das Verhalten der Stärke, erst in der Flüssigkeit D, sodann in A, geben die Tabellen 11 u. 12 Aufschluss.

Man ersieht daraus, dass sich Stärke genau wie die anorganischen Körper verhält. Obwohl dieses Resultat mit unseren Er-

Tabelle 7.

Laufende Nr.	Temperatur C.°	Flüssigkeit D	Höhe der Flüssigkeit im Kapillarrohr mm	Flüssigkeit A	Durchmesser des Kapillarschnittes mm	Hygromipisimetrische Zeit
1	14,5	Wässer. 10 %ige Lösung von Gummi arabicum .	23	Wässer. Lös. von Gummi arabicum 5 % mit 5 % Schmirgel Nr. 0 . . .	0,9	10"15"
2	14,5	Id.	23	Id. 2,5 % mit 25 % Schmirgel Nr. 0 . . .	0,9	1'51"
3	14,5	„	23	Id. 1,25 % mit 1,25 % Schmirgel Nr. 0 . . .	0,9	1'19"
4	14,5	„	23	Id. 0,62 % mit 0,62 % Schmirgel Nr. 0 . . .	0,9	59"
5	14,5	„	23	Id. 0,31 % mit 0,31 % Schmirgel Nr. 0 . . .	0,9	49"
6	14,5	„	23	Id. 0,15 % mit 0,15 % Schmirgel Nr. 0 . . .	0,9	48"

Tabelle 8.

Laufende Nr.	Temperatur C.°	Flüssigkeit D	Höhe der Flüssigkeit im Kapillarrohr mm	Flüssigkeit A	Durchmesser des Kapillarschnittes mm	Hygromipisimetrische Zeit
1	15	Wässer. Lös. von Gummi arabicum 5 % mit 10 % Schmirgel Nr. 0 . . .	23	Wässer. Lös. von Gummi arabicum 5 % mit 5 % Schmirgel Nr. 0 . . .	0,9	44"
2	15	Id.	23	Id. 2,5 % mit 2,5 % Schmirgel Nr. 0 . . .	0,9	41"
3	15	„	23	Id. 1,25 % mit 1,25 % Schmirgel Nr. 0 . . .	0,9	31"
4	15	„	23	Id. 0,62 % mit 0,62 % Schmirgel Nr. 0 . . .	0,9	26"
5	15	„	23	Id. 0,31 % mit 0,31 % Schmirgel Nr. 0 . . .	0,9	25"

fahrungen bei den Aufschwemmungen in destilliertem Wasser in Widerspruch steht, halte ich es doch für glaubwürdiger; in der Gummilösung verteilt sich die Stärke gleichmäßig und bleibt eine genügende Zeit schwebend, während diese Bedingungen für destilliertes Wasser nicht wohl herzustellen sind.

Die Tabelle 13 zeigt weiter, dass in den Flüssigkeiten D und A der Zusatz von verschiedenen Stärkemengen zu den gleichen Ergebnissen führt wie bei den anorganischen Körpern, die in Gummilösungen suspendiert werden.

Tabelle 9.

Laufende Nr.	Temperatur C.°	Flüssigkeit D	Höhe der Flüssigkeit im Kapillarrohr mm	Flüssigkeit A	Durchmesser des Kapillarschnittes mm	Hygromipisimetrische Zeit
1	14,5	Wässer. 10 %ige Lösung von Gummi arabicum .	23	Wässer. Lös. von Gummi arabicum 5 % mit 5 % Talk	0,9	10'5"
2	14,5	Id.	23	Id. 2,5 % mit 2,5 % Talk	0,9	1'35"
3	14,5	„	23	Id. 1,25 % mit 1,25 % Talk	0,9	1'
4	14,5	„	23	Id. 0,62 % mit 0,62 % Talk	0,9	56"
5	14,5	„	23	Id. 0,31 % mit 0,31 % Talk	0,9	48"
6	14,5	„	23	Id. 0,15 % mit 0,15 % Talk	0,9	46"

Tabelle 10.

Laufende Nr.	Temperatur C.°	Flüssigkeit D	Höhe der Flüssigkeit im Kapillarrohr mm	Flüssigkeit A	Durchmesser des Kapillarschnittes mm	Hygromipisimetrische Zeit
1	14,5	10 %ige wässerige Lösung von Gummi arabicum mit 10 % Talk . . .	23	Wässerige Lösung von Gummi arabicum 5 % .	0,9	39"
2	14,5	Id.	23	Id. 2,5 %	0,9	35"
3	14,5	„	23	Id. 1,25 %	0,9	27"
4	14,5	„	23	Id. 0,62 %	0,9	25"
5	14,5	„	23	Id. 0,31 %	0,9	22"
6	14,5	„	23	Destilliertes Wasser . .	0,9	20"

Ein von dem aller untersuchten organischen Körper abweichendes Verhalten zeigt jedoch das Blut.

Um eine bestmögliche Trennung der roten Blutkörperchen vom Serum zu erzielen, wurde das Blut sorgfältig zentrifugiert, die obenauf schwimmende Serumschicht abgeschüttet und die letzten Serumreste mit Löschpapier aus der Körperchenmasse entfernt. Die auf diesem Weg ermittelten Werte können offenbar bloß annähernde sein, da gewiss nicht alles Blutserum entfernt wurde, aber ich glaube durch obiges Verfahren letzteres auf einen unscheinbaren Rest reduziert zu haben, besonders in Anbetracht der größeren Blutkörperchenmengen, mit denen ich arbeitete.

Tabelle 11.

Laufende Nr.	Temperatur C.°	Flüssigkeit D	Höhe der Flüssigkeit im Kapillarrohr mm	Flüssigkeit A	Durchmesser des Kapillarschnittes mm	Hygromipisimetrische Zeit
1	14,5	Wässer. 10 %ige Lösung von Gummi arabicum .	23	Wässer. Lös. von Gummi arab. 5 % mit 5 % Stärke	0,9	10'18"
2	14,5	Id.	23	Id. 2,5 % mit 2,5 % Stärke	0,9	1'53"
3	14,5	„	23	Id. 1,25 % mit 1,25 % Stärke	0,9	1'22"
4	14,5	„	23	Id. 0,62 % mit 0,62 % Stärke	0,9	1'1"
5	14,5	„	23	Id. 0,31 % mit 0,31 % Stärke	0,9	48"
6	14,5	„	23	Id. 0,15 % mit 0,15 % Stärke	0,9	44"

Tabelle 12.

Laufende Nr.	Temperatur C.°	Flüssigkeit D	Höhe der Flüssigkeit im Kapillarrohr mm	Flüssigkeit A	Durchmesser des Kapillarschnittes mm	Hygromipisimetrische Zeit
1	14,5	Wässer. 10 %ige Lösung von Gummi arabicum mit 10 % Stärke . . .	23	Wässerige Lösung von Gummi arabicum 5 % .	0,9	1'10"
2	14,5	Id.	23	Id. 2,5 %	0,9	1'5"
3	14,5	„	23	Id. 1,25 %	0,9	55"
4	14,5	„	23	Id. 0,62 %	0,9	51"
5	14,5	„	23	Id. 0,31 %	0,9	47"
6	14,5	„	23	Destilliertes Wasser . .	0,9	45"

Tabelle 13.

Laufende Nr.	Temperatur C.°	Flüssigkeit D	Höhe der Flüssigkeit im Kapillarrohr mm	Flüssigkeit A	Durchmesser des Kapillarschnittes mm	Hygromipisimetrische Zeit
1	15	5 %ige Lösung v. Gummi arabicum im Wasser mit 10 % Stärke	23	5 %ige Lösung v. Gummi arabicum im Wasser mit 5 % Stärke	0,9	2'
2	15	Id.	23	Id. mit 2,5 % Stärke .	0,9	1'35"
3	15	„	23	Id. mit 1,25 % Stärke .	0,9	1'9"
4	15	„	23	Id. mit 0,62 % Stärke .	0,9	1'5"
5	15	„	23	Id. mit 0,31 % Stärke .	0,9	1'3"

Das defibrinierte Blut wurde erst einige Zeit sich selbst überlassen, dann durch gewöhnliches Filterpapier filtriert, und hierauf wurde das Serum samt der Blutkörperchenmasse zentrifugiert.

Die Tabellen 14 u. 15 zeigen, dass die roten Blutkörperchen dem allgemeinen Gesetz der suspendierten Körper nur zwischen gewissen Grenzen gehorchen: es kommt ein Augenblick, wo das Steigen der Zahl der roten Blutkörperchen nicht mehr eine entsprechende Verkürzung der hygromipisimetrischen Zeit zur Folge hat, sondern, gegen alle Erwartung, eine ausgesprochene Neigung zur Umkehrung an den Tag tritt. Somit entsprechen sowohl den sehr dichten als den sehr dünnen Lösungen die gleichen oder nahezu die gleichen hygromipisimetrischen Zeiten.

Tabelle 14.

Laufende Nr.	Temperatur C.°	Flüssigkeit D	Höhe der Flüssigkeit im Kapillarrohr mm	Flüssigkeit A	Durchmesser des Kapillarschnittes mm	Hygromipisimetrische Zeit
1	14,3	Wässerige 5 %ige Lösung von Gummi arabicum 9 ccm + 1 ccm zentr. Blut	23	Wässerige 5 %ige Lösung von Gummi arabicum .	0,9	7'45"
2	14,3	8 „ + 2 „ „ „	23	Id.	0,9	3'45"
3	14,3	7 „ + 3 „ „ „	23	„	0,9	2'20"
4	14,3	6 „ + 4 „ „ „	23	„	0,9	1'45"
5	14,3	5 „ + 5 „ „ „	23	„	0,9	1'38"
6	14,3	4 „ + 6 „ „ „	23	„	0,9	1'34"
7	14,3	3 „ + 7 „ „ „	33	„	0,9	1'17"
8	14,3	2 „ + 8 „ „ „	23	„	0,9	1'36"
9	14,3	1 „ + 9 „ „ „	23	„	0,9	1'28"
10	14,3	Rückstand des zentrifugierten Blutes . . .	23	„	0,9	1'6"

Tabelle 15.

Laufende Nr.	Temperatur C.°	Flüssigkeit D	Höhe der Flüssigkeit im Kapillarrohr mm	Flüssigkeit A	Durchmesser des Kapillarschnittes mm	Hygromipisimetrische Zeit
1	14,3	Wässerige 5 %ige Lösung von Gummi arabicum .	23	Wässerige 1 %ige Lösung von Gummi arabicum .	0,9	1'20"
2	14,3	Id.	23	9 ccm + 1 ccm zentr. Blut	0,9	1'36"
3	14,3	„	23	8 „ + 2 „ „ „	0,9	6'20"
4	14,3	„	23	7 „ + 3 „ „ „	0,9	20'
5	14,3	„	23	6 „ + 4 „ „ „	0,9	—

Für diesen sonderbaren Vorgang habe ich mich umsonst bemüht eine befriedigende Erklärung zu finden, ich musste darauf

verzichten und sehe mich daher veranlasst, mich in dem Sinne zu äußern, dass hier ein noch unbekanntes Verhältnis vorliegt zwischen den Blutkörperchen und den Flüssigkeiten, in welchen ich dieselben suspendiert habe (Gummi und Blutserum). Dieses Verhältnis ist unabhängig von dem ähnlichen, bei einfachen Gummilösungen nachweisbaren Phänomen, es besteht in der Tat, auch wenn die Blutkörperchen in physiologischen (also Kristalloid-)Lösungen suspendiert werden.

Alles in allem scheint mir das Verhalten der suspendierten Körper in den Erscheinungen der Hygromipisie ein neues Licht auf gewisse neuere Ansichten über die Theorie der Lösungen zu werfen und dieselben zu bestätigen.

Schlussfolgerungen.

1. Bei den Erscheinungen der Hygromipisie zeigen in Flüssigkeiten suspendierte, gleichmäßig verteilte Körper dasselbe Verhalten als wären sie in der Flüssigkeit selbst gelöst. Die hygromipisimetrische Zeit steht im Verhältnis zur Menge des suspendierten Körpers.

2. Die zur Untersuchung gekommenen mineralischen Körper zeigen alle ein übereinstimmendes Verhalten. Die organischen Stoffe (Stärke) verhalten sich wie die mineralischen. Die roten Blutkörperchen jedoch folgen diesem allgemeinen Gesetz nur zwischen gewissen Grenzen; oberhalb derselben sinkt die hygromipisimetrische Zeit nicht mehr mit dem Steigen der Zahl der roten Blutkörperchen, sondern zeigt die Neigung, auf ihren anfänglichen Wert zurückzukehren.

Labor. f. exp. Physiologie der Kgl. Universität von Catania.
Februar 1909.

Martin Heidenhain. Plasma und Zelle.

I. Abt. Allgemeine Anatomie der lebendigen Masse. 1. Lief. Die Grundlagen der mikroskopischen Anatomie, die Kerne, die Centren und die Granulalehre (14. Lief. des Handbuchs der Anatomie des Menschen, herausgeg. von v. Bardeleben). G. Fischer, Jena 1907, 506 S, 276 Abb.

Es ist eine schwere, ja beinah unmögliche Aufgabe, das Werk mit dem langen Titel in der Form einer kurzen Anzeige auch nur annähernd seiner Bedeutung entsprechend zu würdigen. Es wäre aber eine noch viel schlimmere Versäumnis, die Leser dieses Blattes nicht auf dieses Werk hinzuweisen.

Es beginnt mit einer historischen Darlegung der Zellenlehre und ihrer Wandlungen. Sein Hauptinhalt ist aber der Versuch, zu zeigen, dass diese Lehre in ihrem Hauptinhalt, die Zelle als Elementarorganismus und den Metazoenkörper als einen Zellenstaat zu betrachten, heute von den bekannten Tatsachen überholt und

ihre Aufrechterhaltung ein Hemmnis für die weitere Forschung sei. H. führt aus, wie es im Körper wichtige lebende, d. h. eigenen Stoffwechsel und selbständige Leistungen besitzende Gewebsteile gebe, die sich dem Zellenbegriff nicht fügen, die Interzellularsubstanzen, und wie man innerhalb der Zellen selbständig sich vermehrende, sich selbst regulierende Lebenseinheiten annehmen müsse. In Erörterungen, die sich häufig auf der Grenze zwischen Philosophie und Naturwissenschaft bewegen, aber immer von einer erstaunlichen Beherrschung des Tatsachenmateriales getragen sind, weist er gebräuchliche Begriffe und Vorstellungen zurück, um neue, mit neuen Terminis bezeichnete einzuführen, zu definieren und zu begründen. Der erste Abschnitt, die Grundlagen, schließt nach der Kritik der Zellenlehre mit einem Abschnitt, „Prolegomena zu einer Strukturtheorie der lebendigen Masse". Hier wird der Begriff voneinander übergeordneten und eingeordneten Strukturen als Bestandteilen des tierischen Körpers entwickelt, „die effektiv oder dem Ursprunge nach das Vermögen der Vermehrung durch Teilung besitzen bezw. durch Teilung aus ihresgleichen entstanden sind". „Sie entsprechen nur zum Teil (Zellen, Metameren) freilebenden Personen des Tierreichs. Die weitaus größere Zahl bietet in ihrem Verhalten nur allgemeine entwickelungsphysiologische Analogien zum Verhalten der freilebenden Geschöpfe, und die hauptsächlichste Analogie betrifft gerade die Form der Vermehrung (durch Teilung, Spaltung, Knospung). Alle Systeme dieser Art fassen wir als Biosysteme zusammen."

„Von diesen stellen sich die meisten als zusammengesetzte Histosysteme dar, als eine Vergesellschaftung von Histomeren verschiedener Ordnung, welche unter sich keineswegs homolog sind."

Als provisorische Aufrechnung dieser Biosysteme, aus denen der Tierkörper zusammengesetzt sei, gibt H. folgende von niederen zu höheren Organismen aufsteigende:

I. Chromiolen, Centriolen, Chromatophoren.
II. a) Chromosomen, Mikrozentren; b) Myofibrillen, Neurofibrillen; c) leimgebende und elastische Fibrillen.
III. Kerne.
IV. Zellen; Muskelprimitivbündel; Nervenfasern bezw. Neuronen.
V. Muskeln, Sehnen, Nerven, Skeletteile, Drüsenorgane.
VI. Metameren (event. Antimeren).

In einem zweiten Abschnitt werden die Kerne, in einem dritten die Centren, Basalkörper u. ä. in der umfassendsten Weise behandelt. Ganz hervorragend sowohl durch die gründliche und unparteiische historische Einleitung, wie durch die klare Aufführung aller Einzeltatsachen und besonders durch den wieder die schwierigsten Probleme der Biologie berührenden Schlussabschnitt ist das Kapitel über die Granulatheorie, das die vorliegende Lieferung abschließt. Nachdem gezeigt ist, dass die Altmann'sche Granulatheorie in ihrem eigentlichen Sinn als allgemeine Protoplasmatheorie den Beobachtungen nicht entspricht, weil es in allen Zellen homogenes, oft wichtige Funktionen erfüllendes Protoplasma gibt, wird erörtert,

ob es überhaupt eine allgemeine Protoplasmatheorie geben könne. H. erkennt die Forderung als berechtigt an, dass sich die mannigfachen (Faser-, Körner- und Waben-) Strukturen des lebenden Protoplasma als zusammengesetzt aus gleichartigen Elementen müssten erklären lassen, aber er hält die Annahme von Flemming, Altmann, Bütschli und ihren Nachfolgern, dass diese Urelemente mikroskopisch sich müssten darstellen lassen, für unbegründet und durch die Erfahrung widerlegt. Man müsse also, da die Leistungsfähigkeit unserer Mikroskope beschränkt sei, eine unsichtbare „Metastruktur" und histologisch nicht darstellbare Urelemente der lebendigen Substanz annehmen. In einem kurzen, mit Nägeli's Micellen beginnenden Rückblick führt er die zahlreichen Bezeichnungen für solche Elementargebilde an, dabei eine scharfe Grenze ziehend zwischen den rein spekulativen Hypothesen, die auf eine Erklärung der Vererbung hinzielen, und jenen Vorstellungen, die durch Rückschlüsse aus den erkennbaren Strukturen abgeleitet sind.

H. schließt sich am meisten an Wiesner an, wählt aber doch wieder einen anderen Ausdruck für dessen Plasomen, nämlich Protomeren. Die Berechtigung, die reale Existenz derartiger, durch direkte Beobachtung nicht nachweisbare Gebilde anzunehmen, sucht er auf folgendem Wege zu erweisen: Zunächst, da alle Biosysteme höherer Ordnung sich als zusammengesetzt aus teilungsfähigen Teilkörpern, die zunächst wieder Biosysteme niederer Ordnung sind, erweisen, sei es eine berechtigte Hypothese, die Reihe über die Grenze des Sichtbaren um mindestens ein Glied zu verlängern; sie sei aber auch durch besondere Gründe gestützt, nämlich

„1. Aus der anscheinend homogenen Plasmamasse wachsen durch Isolation und Selbstbegrenzung Organula der Zelle, die Drüsengranula empor, von unmessbaren Anfängen beginnend. Ebenso sind alle besonderen Histomeren des Zellkörpers auf dieser Basis während der Phylogenese (bezw. Ontogenese) entstanden zu denken. Die Tatsache dieser Selbstbegrenzung oder Abgliederung (Zirkumdifferentiation) einzelner Teile der lebendigen Masse hat zur Voraussetzung, dass letztere in sich selbst schon jene Begrenzbarkeit in vorgebildetem Zustand enthält und dieser Zustand kann ja nur als eine metamikroskopische Gliederung oder Protomerenstruktur aufgefasst werden.

2. Dieses normale Geschehen hat sein natürliches Korrelat auf pathologischem Gebiete. Es können einzelne Teile innerhalb des Plasmaleibes der Zelle absterben, gerinnen und zur Resorption kommen; hierbei begrenzt sich das abgestorbene Teilchen gegen die lebendige Substanz. Diese Sequestrierung oder Selbstbegrenzung kranker oder toter Teilchen könnte nicht statthaben, wenn nicht die Möglichkeit hierzu schon in der besonderen Form der Metastruktur gegeben wäre.

Wäre der Zellenleib in gemeinem Sinne nach der Schablone einer Maschine gebaut, so würde der Wegfall irgendeines Teiles eine Zerstörung oder Lahmlegung des ganzen Systems bedeuten. Da dies indessen nicht der Fall ist, da selbst größere Teile der

Zelle ohne Schaden wegfallen können, so muss, abgesehen von allen gröberen Einzelheiten der Struktur, in allen Teilen des Zelleibes eine im Grunde gleichartige einfachere Organisation vorhanden sein, welche Träger der Lebenserscheinungen ist und welche u. a. auch die Sequestrierung toter und kranker Teile erlaubt."

Es werden dann noch die Eigenschaften erörtert, die wir diesen Protomeren zuschreiben müssen. Die Vorstellung von ihnen soll den späteren Abschnitten, in denen die höheren, oben angeführten Biosysteme behandelt werden sollen, zugrunde liegen, aber auch noch weitere Beweise für die Berechtigung ihrer Annahme sollen dort gegeben werden.

Dass das Werk mit ebenso naturwahren wie klaren, technisch vollendeten Abbildungen reichlich ausgestattet ist, braucht bei den Namen des Autors und Verlegers nicht erst besonders hervorgehoben zu werden. Wir können nur den lebhaften Wunsch nach seiner baldigen Fortführung in der begonnenen Weise aussprechen.

W. R.

Bei der Durchsicht der von Anton Dohrn hinterlassenen Schriften und Aufzeichnungen hat sich mancherlei gefunden, was von dem Entstehen und der Weiterentwickelung der von ihm begründeten Neapler zoologischen Station berichtet. Inwieweit diese Daten das historische Bild von der Entwickelung der Station wiederherzustellen vermögen, lässt sich noch nicht übersehen. Gewiss aber würden die zahlreichen von Dohrn an seine wissenschaftlichen Freunde gerichteten Briefe imstande sein, manche Lücke auszufüllen oder an anderen Punkten eine wertvolle Bereicherung des Bildes zu liefern. Es ergeht deshalb die herzliche Bitte an alle, die gewillt sind, in dem angedeuteten Sinne mitzuwirken, die in ihrem Besitze befindlichen Briefe Dohrn's seiner Familie zu überlassen oder doch deren Abschrift zu gestatten.

Man bittet die Sendungen an Frau M. Dohrn, Neapel, Rione Amedea 92, zu richten.

Berichtigungen

zu dem Artikel „D. Th. Ssinitzin, Studien über die Phylogenie der Trematoden," Bd. XXIX, Nr. 21.

S. 665	Z.	12	von oben	muss es heißen: Miracidie statt Mirocidie.
„ 665	„	25	„ „	muss es heißen: schwimmen.
„ 669	„	40	„ „	lies: Reifungsprozessen statt Reifungsprozesren.
„ 672	„	30	„ „	lies: *Lamellibranchiatae* statt *Lamellibronchiatae*.
„ 672	„	3	der Anmerkung 7	lies: wiederholt infiziert werden.
„ 673	„	14	von oben	lies: den statt dem.
„ 673	„	23	„ „	lies: *Ceritholium* statt *Ceritholiums*.
„ 674	„	19	„ „	lies: welche veranlassen könnten, dieselben zu ungeschlechtlicher Fortpflanzung für fähig zu halten.
„ 676	„	23	„ „	lies: (pedogenesis) statt (patogenesis).
„ 679	„	24	„ „	lies: die von der statt die vor.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der kgl. bayer. Hof- u. Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Der Abonnementspreis für 24 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einsenden zu wollen.

Bd. XXX. 15. Januar 1910. № 2.

Inhalt: Ewald, Ueber Orientierung, Lokomotion und Lichtreaktionen einiger Cladoceren und deren Bedeutung für die Theorie der Tropismen (Schluss). — **Nüsslin**, Zur Biologie der Gattung *Chermes* (i. a. S.) III (Schluss). — **La Baume**, Ueber den Zusammenhang primärer und sekundärer Geschlechtsmerkmale bei den Schmetterlingen und den übrigen Gliedertieren. — **Comes**, Sui movimenti di maneggio e sui loro significato nella teoria segmentale. — **Jordan**, Ueber „extraintestinale" Verdauung im allgemeinen und bei *Carabus auratus* im besonderen.

Über Orientierung, Lokomotion und Lichtreaktionen einiger Cladoceren und deren Bedeutung für die Theorie der Tropismen.

Von **Wolfg. F. Ewald.**

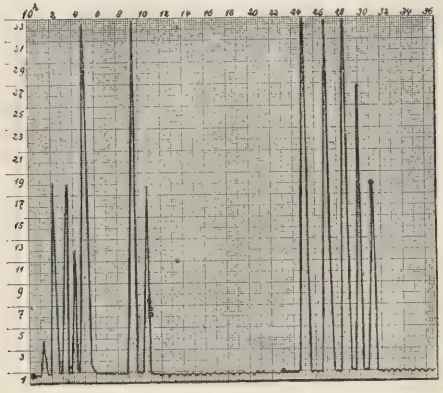
(Schluss.)

b) Reizschwellen. Die Verkleinerung der Amplitude der periodischen Lokomotion bei Herabsetzung der Lichtintensität lässt sich ebensogut beobachten, wie wir es bei der entgegengesetzte Erscheinung gesehen haben. Es kann bei ausreichender Verdunkelung bei manchen Formen sogar bis zu völliger Bewegungslosigkeit kommen. Kurve VI zeigt solche Ruheperioden bei *Leptodora* nach Einschalten eines Filters aus rotem Papier zwischen Lichtquelle und Gefäß, während auf Kurve V gut erkennbar ist, wie nach Auflegen der größten Filterzahl eine merkliche Verkleinerung der Perioden eintritt. Nach Entfernung zweier Schichten erreicht dort die Bewegung wieder ihren alten Umfang. Im ersteren Falle sank die Belichtungsintensität unter die „untere Reizschwelle", d. h. diejenige Stärke, bei der das Licht überhaupt noch Reizwirkungen ausüben kann.

Aus dem Vorhandensein einer unteren Lichtreizschwelle geht hervor, dass es möglich sein muss, die verstärkte Reizwirkung bei

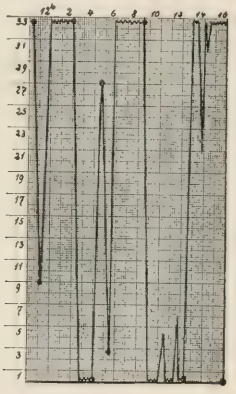
Änderungen der Lichtintensität zu vermeiden, wenn der Unterschied in der Zeiteinheit sehr gering bleibt. Man muss also imstande sein, durch ganz allmähliches Steigern der Lichtintensität einen Lichtreiz „einzuschleichen", wie das für den elektrischen Reiz der Fall ist. Man wird dabei keine momentane Reaktion, sondern nur eine allmähliche Verschiebung der Perioden beobachten können. Ich füge hier einen Versuch ein, der das Einschleichen des Lichtreizes zeigt.

Kurve VI. 8. VII. 1908.



Leptodora hyalina. Oberlicht (Liliput-Bogenlampe). 10^h 11′ Blende aus rotem Papier aufgedeckt. 10^h 23′ Blende abgedeckt. 10^h 31′ Blende wieder aufgedeckt.

Kurve VII. 7. VII. 1908.



Bythotrephes longimanus. Elektr. Oberlicht und Unterlicht.

11^h 58′	Oberlicht
11^h 59′	Unterlicht
12^h 2′	Oberlicht
12^h 4′	Unterlicht
12^h $4^1/_2$′	Oberlicht
12^h $5^1/_2$′	Unterlicht
12^h $8^1/_2$′	Oberlicht
12^h $12^1/_2$′	Unterlicht

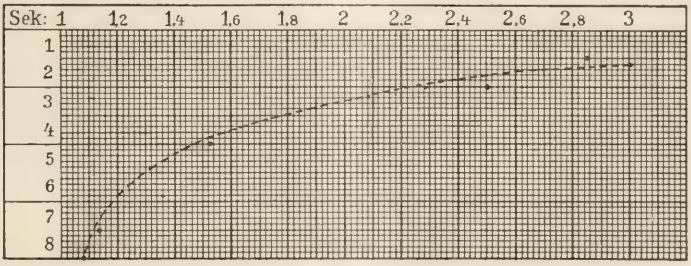
Versuch vom 23. V. 1906. Ich deckte auf ein Gefäß mit Daphnien ganz allmählich eine Schicht eines sehr dünnen Pauspapieres nach der anderen. Es zeigte sich kein positiver Reflex. Wenn ich dagegen mehrere Blätter abdeckte oder wieder aufdeckte, so erfolgte deutliche Reizbeantwortung.

Erhöht man den Lichtreiz plötzlich um einen großen Betrag, so treten Schreckreaktionen ein, die auf Überreizung beruhen. Das Versuchstier beginnt dauernd kopfüber zu purzeln und schließlich wie ein Kreisel in horizontaler Richtung um sein Auge als Mittelpunkt zu rotieren. Diese Bewegung stellt eine krampfartige Summation von Fluchtbewegungen der weiter oben beschriebenen Art dar. Man kann diese übermaximale Lichtreizung sehr lange fortsetzen, wenn man abwechselnd Licht und Dunkel auf das Tier wirken lässt. Bis zum Eintreten eines Tetanus konnte ich aber die Summation nicht verstärken.

Eine ähnliche, wenn auch weniger heftige und andauernde Reizwirkung konnte ich oft durch Erschütterung des Beobachtungsgefäßes erzielen, besonders wenn die Tiere schon erregt waren. Es ist dies ein deutlicher Beweis dafür, dass verschiedene Reizmittel gleiche Effekte herbeiführen können.

c) Bewegungsintensität. Nachdem über die Relativität des Optimums Gesagten ist es wohl selbstverständlich, dass die Reaktionsbewegungen der Cladoceren auf Lichtreiz nicht immer proportional zur Intensitätszunahme des Lichts an Stärke (d. h. Wegstrecke pro Zeiteinheit) zunehmen, wie dies von Parker behauptet wurde. Solange die Lichtintensität innerhalb derjenigen Grenzen bleibt, die überhaupt das Zustandekommen normaler Reaktionen erlaubt, d. h. weder inframinimal noch supramaximal wird, hat die absolute Lichtstärke keine Bedeutung für die Reaktionsgröße. Vielmehr besteht die Proportionalität nur für die relative Reizintensität, und zwar ebensowohl für Verdunkelungs- wie für Erhellungsreiz. Die Kurve VIII

Kurve VIII. 30. VI. 1908.



Daphnia magna. Reaktionsgrößen bei Verdunkelungsreizen. Ordinate: Anzahl der Pauspapierfilter. Abszisse: Zahl der Sekunden, die zur Zurücklegung von 1 cm Weg benötigt wurden. (Interpolierte Kurve.)

zeigt die Reaktionsgrößen bei zunehmenden Verdunkelungsreizen für eine *Daphnia magna*. Es wurde bei jeder Reizung die Zeit gemessen, die das Versuchstier nach Eintreten des Reizes zur Zurücklegung einer bestimmten Strecke benötigte. Diese Kurve bedarf allerdings noch der weiteren Bearbeitung. Auch hier will ich noch einen Versuch anführen:

Versuch vom 22. V. 1906. In einem Glaszylinder befanden sich Daphnien verstreut. Durch Aufdecken eines Pauspapierfilters wurden alle zum Aufsteigen gebracht. Weitere Filter verstärkten diese Bewegung beträchtlich. Als aber acht Filter aufgedeckt waren, ließen die Bewegungen sichtlich nach und es erfolgte langsames Absinken der Tiere.

Aus diesem Versuch geht ebenfalls das Anwachsen der Reaktionsgröße mit der relativen Reizgröße hervor. Außerdem ist die Wirkung ersichtlich, welche durch das Überschreiten der unteren Reizschwelle, also inframinimale Belichtung, hervorgebracht wird.

Ich habe versucht, die Augenbewegungen von *Daphnia* auch zu ihren Reizreaktionen in Beziehung zu setzen. Die Versuchstiere reagierten aber auf Beschattung des Auges meist durch Kontraktion des oberen Augenmuskels, gleichgültig, wie sie zum Licht orientiert waren. Die Reaktionen waren zudem so unsicher, dass ich von einem genaueren Eingehen auf diese Frage Abstand nehme.

3. Hemmungsreflexe.

Es erübrigt sich noch, über eigenartige Lähmungserscheinungen bei Lichtreizen zu berichten, die ich an *Daphnia pulex* aus einem bestimmten Waldteich bei München beobachtete. Diese Tiere reagierten auf Lichtreize jeder Art nur durch Verlangsamung der Schlagfrequenz ihrer Antennen unmittelbar nach Veränderungen der Lichtintensität. Fünf Exemplare, die ich genauer daraufhin untersuchte, brauchten normaliter für fünf Antennenschläge die Zeit von 10 Sekunden. Bei Verdunkelungsreiz wuchs die benötigte Zeit auf 20 Sekunden, also um das Doppelte, bei Erhellung sogar auf 25 Sekunden. Es sind bei der Berechnung nur die ersten fünf Antennenschläge nach der Reizung in Betracht gezogen worden. Ich muss hinzufügen, dass das Gewässer, aus dem die Tiere stammten, tiefbraun und sehr undurchsichtig war und dass alle darin befindlichen Cladoceren und Copepoden merkwürdig intensiv rot oder blau gefärbt waren. Die schön durchsichtigen pelagischen Formen des klaren Starnberger Sees reagieren dagegen mit größter Feinheit auf Lichtreize. Es ist aus dieser Tatsache ersichtlich, eine wie große Rolle das Milieu der Tiere für ihr biologisches Verhalten spielt. Ebenso sahen wir verschiedene Altersstufen verschieden reagieren, und es ist selbstverständlich, dass auch die einzelnen Spezies Abweichungen zeigen, die durch ihre Organisationsunterschiede bedingt sind. Durch diese Mannigfaltigkeit der Erscheinungen entstehen dem Beobachter ganz besondere Schwierigkeiten, die sich auch in der Verschiedenheit der Befunde und theoretischen Anschauungen der Autoren aussprechen, welche auf diesem Gebiete gearbeitet haben.

Zusatz: Als Zusatz möchte ich noch eines Versuches über den Einfluss der chemischen Beschaffenheit des Wassers auf die Lichtreaktion bei Cladoceren Erwähnung tun, der mir nicht ohne Interesse zu sein scheint.

Versuch vom 15. VI. 1908. In einem schmalen hohen Glase, das fauliges Wasser enthielt und mit seiner Längsachse parallel zum Lichteinfall stand, sammelten sich *Daphnia quadrangula* an der Fensterseite dicht unter der Oberfläche. Ich deckte eine Kiste von oben über das Glas, die den oberen Teil der Wassersäule beschattete. Die Daphnien sammelten sich nun unterhalb des unteren Randes der Kiste an der oberen Grenze des Lichteinfalls. Durch weiteres

Senken der Kiste konnte ich die Daphnien beliebig lange zwingen, sich in der Nähe des Bodens aufzuhalten. Wurden die Tiere in frisches Wasser gesetzt, so verschwand die Reaktion.

Hier verursacht also die chemische Zusammensetzung des Wassers eine Verschiebung der Perioden auf das Licht hin. Dieser Fall zeigt, wie schwer es ist, bei der Anstellung von Versuchen Nebenwirkungen auszuschließen. Ganz besonders schwierig denke ich mir diese Aufgabe bei den in dieser Beziehung so heiklen Seewassertieren.

II.

Theoretischer Teil.

A. Literatur.

Vom Licht orientierte Bewegungen wurden zuerst bei Pflanzen entdeckt und unter dem Namen der heliotropischen Krümmungen beschrieben. Später kamen zu den Heliotropismen der festsitzenden Pflanzen ähnliche Erscheinungen bei beweglichen Schwärmsporen, Bakterien u. s. w., die sich bei ihrer Lokomotion ebenfalls nach dem Licht richteten. Man stellte diese Vorgänge als Phototaxis dem Phototropismus der festsitzenden Organismen gegenüber. Nach Strasburger's Untersuchungen nahm man an, dass die Lichtstrahlen den phototaktischen Organismus nötigen, eine „Symmetrieachse" seines Körpers in die Richtung des einfallenden Lichtes einzustellen und sich in dieser Richtung entweder in positivem oder negativem Sinne zu bewegen. Ersteres geschieht in normalem, letzteres in sehr starkem Licht. Loeb entdeckte später im Tierreich ganz analoge Verhältnisse, die er als Heliotropismus der Tiere bezeichnet. Er ist der Ansicht, dass das Licht durch besondere photochemische Wirkungen auf die Plasmaspannung der beleuchteten Körperseite das Tier zwinge, seine Körperachse in die Richtung der Lichtstrahlen einzustellen. Er glaubt auf Grund seiner Versuche annehmen zu müssen, dass die Lichtintensität für das Zustandekommen dieser Orientierungserscheinungen keine Bedeutung besitze; denn es zeigte sich, dass bei geeigneter Versuchsanordnung negativ heliotropische Tiere gezwungen werden konnten, in stärkeres Licht zu schwimmen und umgekehrt (dass dieser Versuch den daraus gezogenen Schluss nicht rechtfertigt, wird sich weiter unten ergeben). Folgerichtig bezeichnete Loeb dann Tiere, die auf Unterschiede der Lichtintensität, ohne Rücksicht auf die Strahlenrichtung, als Reiz reagierten, nicht als heliotropisch, sondern als „unterschiedsempfindlich".

Nur innerhalb weiter Grenzen hatte die Lichtintensität für den echten Heliotropismus insoferne eine Bedeutung, als „starkes Licht positive Tiere negativ machte, schwaches dagegen negative positiv".

Positivität und Negativität des Tieres werden also durch eine bestimmte physiologische Disposition bestimmt. Äußere Agentien, wie z. B. extreme Lichtverhältnisse, können diese Disposition beeinflussen. Nicht allein starkes und schwaches Licht haben diese Wirkung. Loeb machte vielmehr die wichtige Entdeckung, dass Änderungen in der Konzentration des Seewassers sowie in der Temperatur umkehrend auf den Charakter des Phototropismus wirken und zwar war nicht die Änderung, sondern die absolute Höhe der Konzentration resp. der Temperatur für das Verhalten der Tiere maßgebend. Bei Reizung durch galvanische Ströme beobachtete Loeb einseitig lähmende Wirkungen auf den Bewegungsapparat der Versuchstiere, die zu einem Galvanotropismus genau nach seiner Tropismentheorie führte.

Im Jahre 1892 veröffentlichte Oltmanns eine Arbeit über die Lichtreaktionen von *Volvox* und anderen niederen Pflanzen, die zu den bahnbrechenden Werken auf diesem Gebiet gehört. Er benutzte zu seinen Versuchen ein Aquarium, dessen Seitenwände aus keilförmigen Gelatine-Tusche-Prismen bestanden, in dem also eine gleichmäßig abgestufte Lichtintensität herrschte. In einem solchen Gefäß suchten nun sämtliche *Volvox*-Individuen stets eine ganz bestimmte, durch die Lichtintensität bedingte Zone auf. Durch Verändern der Intensität der Lichtquelle konnten die Volvocinen veranlasst werden, sich hinter eine andere Stelle des Gelatinekeils zu begeben, wo die Intensität der Beleuchtung offenbar der vorherigen etwa entsprach. War die Ansammlung an einer bestimmten Stelle erfolgt, so begannen die Weibchen periodische Vertikalwanderungen, die Oltmanns als „Reihenmarsch" bezeichnet und die nach der Beschreibung ganz mit den von mir an Cladoceren beobachteten periodischen Lokomotionsschwankungen übereinstimmen. Der Reihenmarsch war durch die Schwerkraft hervorgerufen, also vertikal. Ein absolutes Optimum der Lichtintensität wurde nicht festgestellt; vielmehr trat für alle verwendeten Intensitäten Adaptation ein. Demgemäß bewirkten nur Veränderungen der Intensität einen Reiz und die Bewegungen wurden um so stärker, je weiter die Intensität sich von der jeweiligen Adaptationsintensität nach oben oder unten entfernte. — Auf Grund dieser Befunde bestritt Oltmanns die Anschauung, als handle es sich beim Phototropismus allein um eine Einstellung des Körpers in die Achse der Lichtstrahlen. Die Intensität des Lichtes schien ihm das maßgebende, die Einstellung nur als ein Mittel, die dem Organismus zusagende Intensität aufzusuchen. Er nannte die Fähigkeit, Unterschiede der Lichtintensität zu empfinden, Photometrie.

Ich übergehe die zahlreichen Arbeiten von Verworn, Yerkes, Parker, Holt und Lee, Davenport und Cannon und vielen anderen, da sie der bestehenden theoretischen Kontroverse keine

neue Wendung geben konnten, trotz mannigfacher Versuche zur Klärung und Entscheidung der Frage. Erst Jennings gelang es in einer Serie äußerst exakter Arbeiten, weitere Gesichtspunkte zur Kenntnis des Phototropismus zu gewinnen. Ich muss diese Versuche genauer beschreiben, da sie für die nachfolgende theoretische Betrachtung von grundlegender Bedeutung sind. Unter den von Jennings untersuchten Formen lassen sich zwei Typen unterscheiden. Der erste wird repräsentiert durch *Stentor*, ein ciliates Infusor. Dieses Tier bewegt sich in mäßig erleuchtetem Wasser, ohne eine bestimmte Richtung einzuhalten, indem es dabei Schraubendrehungen um seine Längsachse ausführt. Sobald es aber mit dem vorderen Körperpol in eine Zone helleren Lichtes gerät, hält der Schlag seiner Cilien an und setzt sich in umgekehrter Richtung fort: das Tier führt eine Rückzugsbewegung aus. Dabei dreht es sich nach einer bestimmten, durch seine Organisation bedingten Seite, so dass der vordere Körperpol etwas nach dieser Seite hin gewendet wird. Alsbald beginnt wieder die Vorwärtsbewegung und zwar in der neuen Richtung; sie wird solange fortgesetzt, bis das Tier wieder an eine Intensitätsgrenze stößt; dann erfolgt die gleiche Reaktion von neuem. Das Resultat ist, dass das Tier stets in einer Zone gleichmäßiger Lichtintensität gehalten wird. Bestrahlt man es mit starkem Licht, so fährt es solange fort, die angegebene Bewegungsreaktion auszuführen, bis sein vorderer Körperpol direkt vom Licht fortgewendet ist. Solange das Licht stark genug ist, muss jede Abweichung aus dieser Richtung eine stärkere Belichtung des vorderen Körperpols und damit einen Reiz herbeiführen, so dass das Tier dauernd vom Licht fortzuschwimmen genötigt ist.

Der zweite Typ wird durch *Euglena*, eine Flagellate, dargestellt. Auch dieses Tier bewegt sich normalerweise durch Schraubendrehungen um seine Längsachse vorwärts. Sobald es dabei eine Verminderung der Lichtintensität verspürt, was eintritt, wenn eine vom Licht abgewendete Lage des lichtempfindlichen vorderen Körperpols eingenommen wird, hält die Vorwärtsbewegung an und es treten Kreiselbewegungen um den hinteren Körperpol ein. Dabei beschreibt der vordere Körperpol eine Kreisbahn von größerem Durchmesser als bei der normalen Schraubenbewegung, und es muss in dieser Bahn eine Stelle geben, in der der vordere Körperpol voller vom Licht getroffen wird als vorher. In dieser Stellung tritt also eine Abnahme des Reizes ein und das Tier schwimmt von neuem vorwärts. Ist auch jetzt die Lage ungünstig, so wird die Reaktion wiederholt, solange bis das Tier auf das Licht hingewendet ist. Eine allgemeine Herabsetzung der Lichtintensität veranlasst natürlich auch die angegebene Bewegungsreaktion, ohne aber eine neue Richtung der Bewegung zu bewirken. — In sehr starkem Licht kann sich die Bewegung auch umkehren. Die Tiere

drehen dann den vorderen Körperpol aus dem Licht fort und schwimmen in dieser Richtung weiter.

Wir sehen also hier zwei sorgfältig beobachtete Fälle vor uns, bei denen das Licht zweifellos eine bewegungsregulierende Wirkung besitzt und doch keine Orientierung des Körpers stattzufinden braucht. Sowohl *Stentor* wie *Euglena* sind mitunter ganz unorientiert und finden eine Einstellung zum Licht nur durch eine Reihe nicht direkt zum Ziel führender Bewegungen. Jennings wies daher daraufhin, dass seine Befunde mit der Tropismentheorie von Loeb schlechterdings unvereinbar seien. Das oben beschriebene Verhalten von *Euglena* ist auch als Vergleichsstück zu Loeb's Bemerkungen über Intensitätswirkungen von Interesse. *Euglena* würde ebenfalls, obwohl positiv phototropisch, vom Helleren ins Dunklere gehen, wenn sie sich dabei auf die Lichtquelle hin bewegt. Trotzdem ist aber die Lichtintensität allein für ihre Bewegungen verantwortlich, da jede Abweichung aus der Richtung des Lichtstrahls als Reiz empfunden wird. Nur können allgemeine Veränderungen der Intensität, die nicht mit Richtungsänderungen der Lichtquelle verbunden sind, keine neue Orientierung herbeiführen. — Jennings zeigte ferner, dass auf chemische Reize ganz analoge Reaktionen seiner Versuchstiere stattfanden, wie auf Lichtreiz, und dass der „Galvanotropismus" einen Spezialfall darstelle, der zur Erklärung der Tropismen nur mit Vorsicht herangezogen werden darf. Er nannte die Reaktionsweise durch stereotype Bewegungen, die nicht direkt zum Ziel führen müssen, „the method of trial and error".

Etwa gleichzeitig mit Jennings publizierte Rothert eine Arbeit, in der er von ganz entsprechenden Reaktionen bei einer großen Zahl von Bakterienarten berichtet. Er nennt diese Reaktionsform „apobatische Phototaxis" (Fluchtbewegungen) im Gegensatz zur „strophischen Phototaxis" (Wendebewegungen). Von letzterer nimmt er an, dass sie nicht durch Intensitätsunterschiede der Belichtung, sondern durch Richtungswirkungen des Lichtes hervorgerufen wird.

Eine ganz andere Behandlung erfuhr die Frage des Phototropismus um dieselbe Zeit durch Rádl, dessen Befunde ich zum Teile im I. Abschnitt dieser Arbeit bereits zitiert habe. Rádl legte allen Nachdruck auf die Tatsache der Orientierung und nennt jede Orientierung zum Licht einen Phototropismus, seien es die Krümmungen der Pflanzen oder die Augendrehungen der Daphnien, Insekten und höheren Tiere. Die „gerichtete Bewegung" ist nach ihm nur eine Folge der Augenorientierung und hat mit dem Phototropismus als solchem nichts zu tun. Er verwirft demgemäß die Unterscheidung zwischen Phototropismus und Phototaxis. Auf seine vortreffliche Kritik der bestehenden Begriffe einzugehen, verbietet mir der Raum. Nach Abschluss meiner Versuche lernte ich noch eine weitere Arbeit über Lichtreaktionen kennen, die ebenfalls zum theoretischen

Verständnis des Phototropismus wertvolle Beiträge liefert. Es ist die Abhandlung von Viktor Bauer über „die reflektorische Regulierung von Schwimmbewegungen bei den Mysiden". Diese hochstehenden Krustazeen besitzen bereits Statocysten und es ist von großem Interesse, zu sehen, wie die Lichtorientierung neben der Schwerkraftsorientierung bestehen kann. Um ein kurzes Resumé der Arbeit zu geben, zitiere ich Bauer selbst. „Die Statocysten regulieren reflektorisch den Tonus des als Horizontalsteuer wirkenden Abdomens." „Auf den Bewegungsapparat sind die Statocysten ohne Einfluss." „Bei starkem Lichteinfall von oben tritt eine Haltung des Abdomens ein, welche die Tiere in die Tiefe führt." „Die Augen beeinflussen reflektorisch die Ruderfüße der Gegenseite und zwar im Sinne einer Hemmung." — Demnach erfolgt die seitliche Orientierung der Tiere in der Weise, dass bei Lichtreizung des einen Auges die Ruderfüße der Gegenseite gehemmt werden, also eine Regulierung der Bewegungen in bezug auf das Licht erfolgt. Sowohl Zu- als Abnahme des Lichtes wirken als Reiz, und zwar in derselben Weise, wie ich sie für die Daphniden beschrieben habe. — „Wir kommen also zu dem Resultat, dass die Mysiden nach vorhergehender Verdunkelung negativ, nach Aufenthalt im hellen Licht positiv phototaktisch reagieren. Des weiteren zeigte sich, dass diese Reaktion bald aufhört und in ein Hin- und Herschwimmen in der Richtung des Lichteinfalles übergeht, welches die Tiere abwechselnd vom Hellen ins Dunkle und zurückführt." — Letztere Angabe deutet ebenfalls auf kleine Lokomotionsperioden der von mir beschriebenen Art. Bauer legt sich auch die Frage nach dem Zustandekommen der Adaptation vor und stellt fest, dass Pigmentverschiebungen nicht dafür in Betracht kommen, da sie zu langsam vor sich gehen, und da außerdem auch bei maximaler Pigmentverschiebung noch Adaptation eintritt.

B. Zur Theorie der Lichtreaktionen der Cladoceren.

Vergegenwärtigen wir uns nach dem Gesagten kurz das Verhalten der Cladoceren dem Licht gegenüber, um zu sehen, wie sich die Ergebnisse meiner Versuche zu denen der anderen Autoren verhalten. Wir sahen zunächst, dass die Cladoceren durch das Licht dauernd genau im Raum orientiert waren und zwar dadurch, dass ihre Augen die Lichtquelle stets in einer bestimmten Lage zu fixieren suchen und dass der Körper zur Augeneinstellung mit Hilfe der Lokomotionsorgane eine bestimmte Normallage einzuhalten strebt. Ferner sahen wir, dass die Lokomotion der Cladoceren dauernd periodischen Schwankungen unterworfen war. Unter normalen Bedingungen äußerten sich diese Schwankungen einfach als ziemlich regelmäßiger Wechsel zwischen verstärkter und herabgesetzter Bewegungsintensität. Sowie jedoch aus irgendeinem Grunde

eine Erregung eintrat, schwammen die Tiere mit etwa gleichmäßiger Geschwindigkeit abwechselnd auf das Licht hin und vom Licht fort. Die Bewegungsrichtung hing in allen Fällen von der Stellung der Lichtquelle ab. Eine Untersuchung der Reizreaktionen lieferte für diese Erscheinung die Erklärung, denn es zeigte sich, dass die Cladoceren jede Erhöhung der Lichtintensität mit einer Bewegung vom Licht fort, jeder Herabsetzung mit einer Bewegung zum Licht hin beantworteten. Nach der Reaktion trat jedoch sehr schnell eine Adaptation an alle Lichtintensitäten ein, so dass die Abwesenheit eines absoluten Optimums der Belichtung klar hervortrat. Wir haben uns also die Bewegungen der Cladoceren so vorzustellen, dass sie unter normalen Bedingungen durch regelmäßigen Wechsel von Phasen lebhafter Bewegung und Ermüdung sich abwechselnd auf das (von oben kommende) Licht hin bewegen und wieder absinken. Tritt nun aus irgendeinem Grunde eine Erregung ein, so bewegt sich das Tier stärker und kommt dadurch in kurzer Zeit in eine Region erheblich größerer Lichtintensität. Es rezipiert hierbei einen Erhellungsreiz, der es, wie wir sahen, zur Umkehr und aktiven Bewegung vom Licht fort, also abwärts führt. Dabei gerät es wieder schnell in eine Zone geringerer Beleuchtung und der entgegengesetzte Reflex tritt ein. So pendelt das Tier zwischen einer positiven und negativen „Reizschwelle" hin und her, bis es sich allmählich beruhigt und nur noch der normale Wechsel zwischen Bewegungs- und Ermüdungsphasen eintritt. Als Ursache der Erregung, welche Bedingung der geschilderten, durch Lichtreize hervorgerufenen Perioden ist, kommt außer der chemischen Beschaffenheit des Wassers vor allem das durch zu lange dauernde Ermüdungspausen verursachte Absinken in Zonen geringerer Lichtintensität in Betracht. Dabei muss jedesmal ein Verdunkelungsreiz erteilt werden, der zu einer Erregung und damit zu verstärkter Bewegungsintensität führt.

Wie verhalten sich nun diese Tatsachen zu den bisherigen Untersuchungen?

Zunächst sehen wir, dass für die Frage, ob die Bewegungen in positiver oder negativer Richtung erfolgen, die Lichtintensitäten resp. deren Veränderungen bei normaler chemischer Beschaffenheit des Wassers das allein maßgebende sind. Darin stimmen meine Befunde mit denen Bauer's vollkommen überein. Aber auch zur Erklärung der Orientierung spricht nichts für die Annahme besonderer Richtungswirkungen des Lichtes, wie sie Loeb für ganz einfach organisierte Formen annehmen zu müssen glaubte. Schon für augenlose Ciliaten hat Jenning's nachgewiesen, dass es allein die Veränderungen der Lichtintensität sind, welche als Reize wirken und indirekt vermittels besonderer stereotyper Bewegungsreflexe zu einer Orientierung führen.

Noch weit einfacher und zugleich vollkommener ist der Orientierungsvorgang für die zusammengesetzten Augen der Cladoceren anzunehmen. Denn es ist klar, dass bei jeder Lageveränderung dieser Tiere dem Licht gegenüber ein anderes der zahlreichen Einzelaugen in die Strahlenrichtung des Lichtes fällt und dass dadurch Intensitätsschwankungen und damit auch Lichtreize für die betreffenden Einzelaugen gegeben sind. Nimmt man nun an — und das erscheint mir das nächstliegende —, dass die Reizung eines jeden der Einzelaugen eine spezifische Reflexbewegung der Antennen auslöst, die zu einer Korrektur der Lage führt, so hat man damit eine ganz zwanglose Erklärung der Orientierung auf Grund der Intensitätsschwankungen des Lichtes.

Es scheint mir demnach, dass für eine ganze Reihe von Organismen, die auf ganz verschiedene Organisationshöhe stehen, die Schwankungen der Lichtintensität zur Erklärung aller Erscheinungen des Phototropismus vollkommen ausreichen. Die theoretischen Folgerungen aus diesen Anschauungen zu ziehen, sei mir in einer später zu veröffentlichenden Fortsetzung der vorliegenden Arbeit gestattet.

C. Zur Theorie der täglichen Wanderungen.

Es erübrigt sich, noch einiges über die biologischen Ergebnisse meiner Versuche zu sagen. Ihre Bedeutung für die Erklärung der täglichen Vertikalwanderungen liegt vor allem in den über die kleinen Lokomotionsperioden angestellten Beobachtungen. Nehmen wir an, dass die periodischen Schwankungen der Lokomotionsstärke auch im Freien eintreten — und es entspricht nach meinen Beobachtungen nichts gegen, wohl aber vieles für diese Annahme —, so ließe sich etwa folgendes Bild von der täglichen Periode entwerfen.

Wenn ich von der mittleren Tageszeit ausgehe, so werden die kleinen Lokomotionsperioden am Nachmittag bei abnehmendem Licht durch Höherrücken der Zonen, in denen beim Absinken Verdunkelungsreize eintreten, ganz allmählich verschoben werden. Je nach der Tiefe, in der sich die Individuen aufhielten, werden sie nach Eintreten der Dämmerung früher oder später in der Nähe der Oberfläche erscheinen. Bei Beginn der Morgendämmerung setzen die Perioden mit abwärts gerichteter Tendenz wieder ein, so dass nach einiger Zeit die Tagestiefe wieder erreicht ist.

Es ist einleuchtend, dass ohne die Existenz der periodischen Lokomotionsschwankung eine Tagesperiode, die sich direkt nach dem Licht richtet, nicht in der angegebenen Weise zustande kommen könnte. Denn, da die Tiere eine sehr allmähliche Lichtveränderung nicht als Reiz empfinden, würden sie höchstens bei der rapiden Erhellung und Verdunkelung in den Dämmerungszeiten zu Reaktionen veranlasst werden. Das mag auch für manche Arten zu-

treffen. Es ist von Fol gezeigt worden, dass der Wechsel von Tag und Nacht im Wasser ein ganz plötzlicher ist und mit dem Augenblicke eintritt, wo die Sonnenstrahlen von der Oberfläche total reflektiert werden. Ich habe im Aquarium oft beobachtet, dass eine Zunahme der Bewölkung genügt, um bei *Daphnia* den positiven Reflex auszulösen. Andererseits ist es nach Ruttner's Untersuchungen unzweifelhaft, dass für viele Arten das Aufsteigen an die Oberfläche schon bald nach der Mittagsstunde beginnt. Diese Formen müssten also die geringe Lichtabnahme am Nachmittag bereits wahrnehmen können. Eine solche Annahme ist nur für den Fall denkbar, dass die Tiere entweder nicht adaptieren oder aber eine periodische Lokomotion besitzen. Der erste Fall widerspricht allen Beobachtungen. Im zweiten Fall dagegen macht die allmähliche Verschiebung der Reizungszone das Eintreten einer wahrnehmbaren Lichtveränderung überflüssig; der Lichtreiz (beim Absinken) ist unter allen Umständen gegeben und es braucht nur die Stelle verschoben zu werden, an der er eintritt. Diese Einrichtung lässt sich wohl mit dem sogen. subtraktiven Anemometer vergleichen, einem Windmesser, der vom Winde nicht in Rotation versetzt, sondern gebremst wird. Ein Uhrwerk besorgt die Bewegung. Das Instrument ist weit empfindlicher als die sonst üblichen, da der leiseste Windhauch eine geringe Verlangsamung der Bewegung veranlassen kann, während er nicht ausreichen würde, das Windrad in Umdrehung zu versetzen.

Es ist wohl kaum ein Zweifel möglich, dass bei den Cladoceren tatsächlich eine derartige Reguliervorrichtung besteht und dass zum mindesten die regelmäßigen Bewegungspausen und das damit verbundene Absinken zur Erteilung von Lichtreizen führen. Trotzdem ist damit noch keine genaue Einstellung des Tieres in ein bestimmtes Intensitätsfeld bewirkt, da die Adaptationsfähigkeit unter allen Umständen Verzögerungen und Ungleichheiten in der Reaktion zur Folge haben muss. Damit stimmen aber, wie es scheint, die Befunde im freien Wasser sehr gut überein. Denn auch dort zeigen sich, wie wir in der Einleitung bereits gesehen haben, ganz ungeheure Verschiedenheiten im Verhalten der einzelnen Tiere. Können doch nach Steuer die Wanderungen oft überhaupt unterbleiben. Es ist also von vornherein anzunehmen, dass die zugrunde liegenden physiologischen Vorgänge sehr variabel und komplex sein werden. Ziehen wir nun noch in Betracht, dass verschiedene chemische Zusammensetzung des Wassers und verschiedene physiologische Zustände des Organismus erwiesenermaßen bestimmend auf den Ausfall der Lichtreaktionen einwirken können, so wird es unmittelbar einleuchten, dass erst aus dem Studium aller Einzelfaktoren sich ein befriedigendes Gesamtbild entwickeln kann. Ich möchte daher zum Schlusse ausdrücklich betonen, dass ich mir wohl bewusst bin,

zur Erkenntnis des Gesamtproblems nur durch das Studium einer einzelnen Teilerscheinung einen Beitrag geliefert zu haben. Allerdings glaube ich, dass die Phänomene des Phototropismus die wesentliche Grundlage bilden, ohne deren Erforschung ein Verständnis der übrigen Faktoren, welche die Erscheinung der Vertikalwanderungen bedingen, undenkbar ist.

Zusammenfassung.

I. Teil.

A. Orientierung.

1. Die Cladoceren sind zur Schwerkraft nur durch ihre passive Gleichgewichtslage orientiert, welche durch die Körperform bedingt wird.

2. Zum Licht sind sie dadurch genau orientiert, dass die Augen die Lichtquelle stets in bestimmter Lage fixieren und dass der Körper zur Augeneinstellung mit Hilfe der Lokomotionsorgane eine bestimmte Normallage einzuhalten strebt.

3. Die Augen brauchen zur Erzielung dieser Körpereinstellung nicht beweglich zu sein. Die Augenbewegungen von *Daphnia* und *Bythotrephes* sind also wahrscheinlich sekundäre Erscheinungen.

4. Augenexstirpation bewirkte Desorientierung und Verringerung der Schlagstärke der Antennen.

B. Lokomotion.

5. Die Lokomotion der Cladoceren zeigt sich periodischen Intensitätsschwankungen von der Dauer weniger Minuten unterworfen, die mitunter große Regelmäßigkeit zeigen.

6. Unter normalen Bedingungen äußern sich diese Schwankungen als periodischer Wechsel zwischen lebhafter und herabgesetzter Lokomotion, die das Tier abwechselnd zum Licht hin und durch passives Absinken vom Licht fortführt.

7. Im Zustande der Erregung werden die Bewegungen zum Licht hin heftiger und die Bewegungen vom Licht fort werden von aktiven Schwimmbewegungen unterstützt.

8. Bei seitlich angeordneter Lichtquelle erfolgt die periodische Lokomotion in horizontaler Richtung, soweit nicht die Schwerkraft störend wirkt. Der negative Teil der Periode muss hier stets aktiv erfolgen, so dass eine gewisse Erregung Voraussetzung für das Zustandekommen von horizontal gerichteten periodischen Lokomotionen ist.

9. Bei von unten kommendem Lichte werden die Lokomotionen im allgemeinen verhindert, da Licht und Schwerkraft in gleicher Richtung wirken.

10. Die Erscheinung der kleinen Lokomotionsperioden lässt sich bei zahlreichen der schwimmenden und fliegenden Tiergruppen beobachten.

C. Reizreaktionen.

11. Ein Charakteristikum der Reaktionen auf Lichtreize ist die schnelle Adaptation der Tiere an die reizbewirkende Lichtintensität. Der Lichtreiz wirkt somit nur durch die Schwankungen seiner Intensität.

12. Die Cladoceren bewegen sich bei Verdunkelung zum Licht hin, bei Erhellung vom Lichte fort (positiver und negativer phototropischer Reflex).

13. Erhellung und Verdunkelung müssen als von derjenigen Intensität ausgehend gedacht werden, an die das Tier adaptiert ist (Adaptationsintensität). Die örtliche Region, in der das Licht die Adaptationsintensität besitzt, heiße Adaptationszone. Ein absolutes Optimum ist nicht vorhanden.

14. Bei Herabsetzung der Lichtintensität tritt eine Verkleinerung der Amplitude der Lokomotionsperioden ein, die bis zur Bewegungslosigkeit führen kann, wenn die Lichtintensität unter die untere Reizschwelle sinkt.

15. Veränderungen der Lichtintensität, die in der Zeiteinheit ein bestimmtes Maß nicht erreichen, werden nicht als Reiz empfunden (Einschleichen des Lichtreizes).

16. Maximale Lichtreize führen zu Schreckreaktionen, die als summierte negative Reflexe aufzufassen sind. Der Reiz wird durch periodische Unterbrechung gesteigert. Erschütterungsreize können die gleiche Wirkung haben.

17. Die Intensität einer Reaktionsbewegung ist der Größe der Lichtveränderung innerhalb der ersten Sekunden nach der Reizung proportional, und zwar in einem konstanten Verhältnis, das noch näherer Untersuchung bedarf. Von der absoluten Lichtintensität bleibt sie unbeeinflusst.

18. Exemplare von *Daphnia pulex* aus einem bestimmten Gewässer reagierten auf alle Lichtreize nur durch Verlangsamung der Schlagfrequenz ihrer Antennen.

19. Verschiedene Altersstufen, Tiere aus verschiedenen Gewässern und in verschiedenen physiologischen Zuständen sowie verschiedene Spezies zeigen charakteristische Verschiedenheiten in der Lichtreaktion.

20. Die chemische Zusammensetzung des Wassers (Sauerstoffreichtum etc.) beeinflusst in sinnfälliger Weise den Ausfall der Lichtreaktion.

II. Teil.

B. Zur Theorie der Lichtreaktionen der Cladoceren.

1. Die Reaktion auf Schwankungen der Lichtintensität genügt bei den Cladoceren infolge der Anordnung ihrer Lichtrezeptionsorgane vollkommen zur Erklärung des Verhaltens zum Licht. Nicht nur der Charakter der Reaktionsbewegung (positiv und negativ),

sondern auch die Orientierung im Raum wird offenbar dadurch hervorgebracht, dass der Lokomotionsapparat auf Reizung jedes der Einzelaugen, und zwar sowohl durch Zunahme als durch Abnahme der Belichtung, in verschiedener Weise durch spezifische Bewegungsreflexe reagiert.

C. Zur Theorie der täglichen Wanderung.

2. Die Wanderungen sind wahrscheinlich eine Folge der Reaktion auf Lichtreize, hervorgerufen durch Verschiebung der Adaptationszonen. Die kleinen Lokomotionsperioden ermöglichen das Eintreten zum mindesten der Verdunkelungsreize auch bei sehr langsamer Lichtveränderung.

3. Die chemische Zusammensetzung des Wassers sowie physiologische Eigenschaften der Tiere müssen die Lichtreaktion auch im Freien wesentlich beeinflussen.

Literaturverzeichnis.

Apstein, Das Süßwasserplankton. Kiel und Leipzig 1896.

Bauer, Viktor, Über die reflektorische Regulierung von Schwimmbewegungen bei den Mysiden. Zeitschr. f. allgem. Physiol. 1908, Heft 2.

Forel, F. A., Le Léman. Lausanne 1901.

Francé, R., Zur Biologie des Planktons. Biol. Centralbl. XIV, 1894.

Groom, T. und J. Loeb, Der Heliotropismus der Nauplien von *Balanus perforatus*. Biol. Centralbl. X, 1890.

Jennings, H. S., Contributions to the study of the behaviour of lower organisms. Washington 1904.

Loeb, J., Der Heliotropismus der Tiere und seine Übereinstimmung mit dem der Pflanzen. Würzburg 1890.

— Über künstliche Umwandlung positiv heliotropischer Tiere in negative und umgekehrt. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 54, 1893.

— Zur Theorie der physiologischen Licht- und Schwerkraftwirkungen. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 66, 1897.

— Über die Dynamik der Lebenserscheinungen. Leipzig 1906.

Ostwald, Wolfg., Über eine neue theoretische Betrachtungsweise in der Planktologie etc. Plöner Forschungsber. Bd. X, 1903.

Oltmanns, Über photometrische Bewegungen der Pflanzen. Flora Bd. 75, 1892.

Parker, in Bull. of the U. S. Fish-Commission, 1901.

Pfeffer, Pflanzenphysiologie.

Rádl, Em., Über den Phototropismus einiger Arthropoden. Biol. Centralbl. Bd. 21, 1901.

— Untersuchungen über den Phototropismus der Tiere. Leipzig 1903.

Regnard, La vie dans les eaux.

Rothert, W., Beobachtungen und Betrachtungen über die taktischen Reizerscheinungen. Flora Bd. 88, 1901.

Ruttner, F., Über das Verhalten des Oberflächenplanktons zu verschiedenen Tageszeiten etc. Plöner Forschungsber. Bd. XII, 1905.

Steuer, A., Die Entomostrakenfauna der alten Donau bei Wien. Zool. Jahrb. Bd. V. 1902.

Strasburger, E., Wirkung des Lichts und der Wärme auf Schwärmsporen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XII, 1878.

Weismann, Die Tierwelt des Bodensees. Lindau 1877.

Zur Biologie der Gattung Chermes (i. a. S.) III.

Von **Prof. Dr. O. Nüsslin** (Karlsruhe).

(Schluss).

Schematisch können wir den Unterschied der Exsulans-Sexupara- und der Aestivalis-Sexupara-Entstehung durch Fig. 4 deutlich machen. Bei I (*Pineus* und *Pemphigus*) geht die Sexupara und Exsulans in einem früheren oder späteren Stadium aus einer indifferenten Larve hervor, im Ei ist die Anlage noch neutral. In II (*Chermes* i. e. S.) ist infolge der Entwickelung einer schon im ersten Stadium geschützten Latenzlarve die Differenzierung zwischen Exsulans und Sexupara schon in das Embryonalleben zurückverlegt, wir können daher schon ab ovo Latenzlarven und Sexuparen unterscheiden[18]) (der Kreis umschließt die embryonale Entwickelung). In III beginnt die Aestivalis-Differenzierung, und zwar aus der Sexupara, wahrscheinlich zu Ende des ersten Larvenstadiums, also noch vor der ersten Häutung. Schema III zeigt uns, dass die Entwickelung der

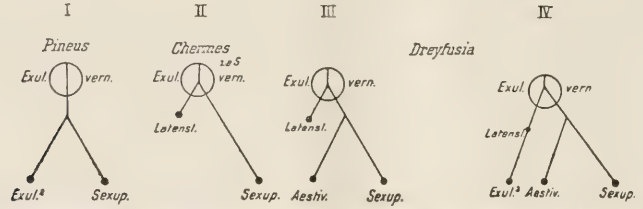


Fig. 4. Schematische Darstellung der Genese der Exsulans vernalis-Nachkommen. Die Kreise umschreiben die embryonale Entwickelungsperiode. Schema I *Pineus*, II *Chermes* i. e. S., III *Dreyfusia nüsslini* nach Börner's Auffassung; IV *Dreyfusia* und *Aphrastasia* nach Nüsslin's bezw. Cholodkovsky's Auffassung.

Aestivalis wohl in mancher Hinsicht (flügellos, dreiocellig, kleinhirnig) parallel zur Latenzlarve verläuft, aber als phylogenetisch spätere Erwerbung keinerlei näherer genetischen Beziehungen zur Latenzlarve hat. Nur insofern steht auch die Aestivalis ihrer Mutter Exsulans vernalis nahe, als ihre Kinder entweder durchweg zu Exsulans-Latenzlarven und Exsulans-Müttern werden (*Dreyfusia*), oder doch zum Teil, während der andere Teil sich zu Aestivalis-Müttern entwickelt (*Cnaphalodes*). Der erstere Fall ist durch das Schema VIII der Fig. 1 in der Biologie von *Dreyfusia nüsslini*, gegeben. Aus der Vernalis entstehen wie bei *Chermes* i. e. S. zum Teil Exsulans-Latenzlarven, zum Teil Sexuparen, von denen alsdann eine einzige Aestivalisgeneration (Nadelaestivalis) abzweigt, deren Nachkommen sämtlich zu Exsulans-Latenzlarven werden,

18) Aestivalis gibt es bei *Chermes* i. e. S. noch nicht, und es erscheint vollständig willkürlich und irreführend, wenn Börner in dieser Gattung immer wieder von Aestivales spricht.

aus denen im nächsten Jahre wieder, wie aus den ersten Latenzlarven der Vernalis Exsulantes vernales werden[19]).

Der zweite Fall wird durch das Schema VII der Fig. 1 (*Cnaphalodes*) wiedergegeben. Außer den Latenzlarven entstehen als Kinder der Vernalis Sexuparen und Aestivales (an Nadeln), ihre Nachkommen werden aber nur zum Teil zu Latenzlarven, zum Teil zu Aestivales, wodurch sich die Zahl der Aestivalesgenerationen innerhalb der Saison vermehrt. Bei jeder folgenden Aestivalisgeneration wiederholt sich die Scheidung[20]) in Latenzlarven und Aestivales, bis die letzte Aestivalis nur noch Latenzlarven erzeugt. Bei *Aphrastasia pectinatae* und nach meiner Auffassung auch bei *Dreyfusia* scheint eine weitere Komplikation dadurch vorzukommen, dass neben der Aestivalis, die sich aus einer Sexuparalarve entwickelt, eine zweite Exsulansgeneration auftritt, die aus einer Latenzlarve entsteht. Fig. 1, Schema VIII u. Fig. 4, Schema IV sollen diesen Fall deutlich machen. Diese zweite Exsulansgeneration sitzt bei *pectinatae* ebenfalls an Nadeln. Dass solche späte Exsulans-Mütter bei *pectinatae* vorkommen, beweist eine Sendung vom September 1908, die ich Herrn Prof. Cholodkovsky verdanke. An den Zweigen dieser Sendung saßen an den Nadeln noch lebende Mütter, deren Eier Latenzlarven entstehen ließen, aus denen ich im folgenden Frühjahre (1909) Vernales, Aestivales und Sexuparae erziehen konnte. Sowohl die Vernalis als die Aestivalis hatten, letztere ausschließlich, Exsulans-Latenzlarven geliefert, die (zwei noch unsichere Vorkommnisse ausgenommen) von Mai bis November im Beharrungszustande verblieben oder abgestorben sind. Ein ähnliches Ergebnis hatte Herr Dr. Börner, wie er mir kürzlich mitgeteilt hatte. Es scheint fast, als ob unser Klima nicht geeignet wäre, die Latenzlarven von *pectinatae* noch innerhalb der Saison zum Wachstum zu fördern, vielleicht infolge ungünstiger Beeinflussung des Wachstums der Sibir. Tanne. Dagegen sind auch in diesem Jahre wieder, ähnlich wie 1907 und 1908, zahlreiche Latenzlarven von *Dreyfusia*, nachdem sie den Hochsommer über latent geblieben waren, schon Anfang September zu eierlegenden Müttern geworden.

Das Schema VIII der Figur 1 besteht also zweifellos zu Recht für *Dreyfusia*, wahrscheinlich auch für *pectinatae* in seiner Heimat,

19) Dass ein Teil der Latenzlarven bei *Dreyfusia nüsslini* schon in der Saison zu Exsulansmüttern wird, hält Börner für ausgeschlossen, wir werden noch weiter unten auf diese Frage eingehen.

20) Cholodkovsky bekämpft für *Cnaphalodes* die Börner'sche Auffassung, wonach bei den Nachkommen der Aestivales zwischen Junglarven der Hiemalis und Aestivalis zu unterscheiden sei, er lässt hier die späteren Aestivales alle aus Latenzlarven hervorgehen. 10, S. 775 sagt Cholodkovsky: „Alle" (nämlich die aus den Eiern der Aestivales gezüchteten Larven) „ohne Ausnahme erwiesen sich der ‚Hiemalis' ähnlich, d. h. mit der charakteristischen Winterstruktur der Haut versehen."

falls die späteren Mütter nicht wie im Schema VII der Aestivalisserie zuzuzählen sind, wie bei *Cnaphalodes*, bei welcher Form allerdings der Unterschied zwischen der Exsulans vernalis und Aestivalis der denkbar größte innerhalb der ganzen Chermidengruppe ist, indem die Vernalis groß, dorsal völlig drüsenlos und nackt, die Aestivalis dagegen klein, überaus drüsenreich und in Wolle gehüllt erscheint. Aber trotzdem entstehen aus einem Teil der Eier dieser Aestivales dieselben Latenzlarven, wie aus den Eiern der Vernalis.

Bei *Dreyfusia* ist die Spätsommerentwickelung der Latenzlarve von mir außer Zweifel gestellt. Hier ist auch der Unterschied zwischen der Vernalis und Aestivalis geringer, am geringsten bei *Dreyfusia piceae*, bei welcher Art wir im Zweifel sein können, ob die Exsulans vernalis-Nachkommen als Exsulantes oder als Aestivales anzusprechen sind, ob also das Schema IX der Fig. 1 zu gelten hat oder nicht. Auch bei *Aphrastasia pectinatae* unterscheidet sich die erwachsene Aestivalis von der Vernalis fast nur durch die größeren Fühler der letzteren, wodurch eine Analogie zu der Gattung *Pineus* insofern hervortritt, dass die Aestivalisserie wohl in der Genese von *Pineus* abweicht, nicht aber in bezug auf die morphologische Differenzierung der erwachsenen Stadien.

Bei *Dreyfusia piceae* (Ratz.) CB ist auch der Unterschied in der Larve zwischen Latenzlarve und Aestivalislarve geringer als bei *Dreyfusia nüsslini* CB, wie Börner (6, S. 744) hervorhebt. Ich selbst halte die Entscheidung über diese Differenzierungen[21]), sowie über die systematischen Werte und die Beziehungen zwischen *piceae* und *nüsslini* noch nicht für endgültig aufgeklärt.

---

21) Börner gibt für die *piceae*-Aestivalis-Junglarve spinale Drüsenfazetten zu. Ich hatte (17, S. 221, Fig. 3) bei der Aestivalislarve von *Dreyfusia* nicht nur spinale, sondern auch pleurale Drüsen angegeben; Börner erklärte das Präparat der betreffenden Fig. 3 für ein Artefakt (5, S. 742). Nachdem ich jedoch dieses Präparat einem als Mikroskopiker bekannten Kollegen zur Prüfung vorgelegt habe, kann ich Börner auch jetzt entgegenhalten, dass meine *Dreyfusia*-Aestivalis-Larve deutliche pleurale Fazetten hat, eine Feststellung, die weder mit der Abbildung Börner's (6, Fig. 2a und 2b), noch mit seinen textlichen Angaben übereinstimmt. Mein Befund, der durch die Abbildung der Fig. 3 (17) wiedergegeben ist, erklärt sich einesteils aus dem frühen Stadium und aus der sehr schonenden Behandlung des Objekts. Die Objekte wurden mit schwacher kalter Kalilauge behandelt, die Eischalen waren teilweise noch sichtbar und durch die Eischale hindurch ließ sich die Latenzlarve von der Aestivalislarve unterscheiden. Das Objekt der Fig. 3 war ohne Schale, wahrscheinlich eine frisch ausgeschlüpfte Larve. Börner hat wahrscheinlich nie so frühe Stadien zu sehen bekommen. Die Pleuraldrüsen gehen wahrscheinlich bald verloren, ebenso die Spinaldrüsen bei *nüsslini*. Die Tatsache, dass Börner bei *piceae-Aestivalis* undeutliche, nicht selten überhaupt nicht wahrnehmbare[2]) Spinaldrüsen gefunden hat (5, S. 741), dürfte ihn vorsichtig machen, Anderen gegenüber leichtweg von „Artefakten" zu sprechen.

V. Nachträge.

Im nachfolgenden will ich noch zwei Punkte der Chermidenbiologie berühren, in denen ich mit Börner nicht übereinstimmen kann: die Frage nach den Ursachen für die Entstehung der Sexuparen, und nach dem Zusammenhang zwischen der Entstehung der Diözie und der Artbildung.

Wodurch und wann entstehen Sexuparae? Es ist die Meinung Börner's (7, S. 18 und a. a. O.), dass die Sexuparen nur unter besonders günstigen Verhältnissen, vor allem bei trockener, warmer Witterung entstehen. Meine eigenen Beobachtungen, insbesondere meine Versuche mit *Dreyfusia* in geheizten Zuchtzwingern, haben in keiner Weise diese Auffassung bestätigt. Im Gegenteil, in den Zellen mit konstanter Temperatur von 20° und 24° C., sowohl in den feucht, wie in den künstlich trocken gehaltenen, kamen keine Sexuparen zur Entwickelung [22]).

Andererseits kamen sie auch im Frühjahr 1909 wieder, sowohl bei *nüsslini* wie bei *pectinatae*, im Freien zur Entwickelung. Auch entstehen die Sexuparen der Chermiden immer frühzeitig, in einer Saisonperiode, in welcher warme trockene Witterung nicht die Regel zu sein pflegt. Andererseits fand ich bei *nüsslini* wiederholt, dass besonders an verkümmerten, lange Jahre in Töpfen gehaltenen Tannen mit zwerghaften Maitrieben die spärlichen Nadeln mit Sexuparen überfüllt waren, während die Aestivalen besonders an üppigen Maitrieben zur Entwickelung gelangten. Ich schließe daraus in Übereinstimmung mit Mordwilko, dass Nahrungsarmut die sexupare Entwickelung befördert. Mordwilko wollte auch mein Kälteexperiment bei *poschingeri* nicht auf die direkte Wirkung der Kälte, sondern auf die durch das Experiment hervorgerufene indirekte Wirkung der Nahrungsverschlechterung im Eisschrank zurückführen. Bei dem Experiment war zwar nur der Topf, nicht die oberirdische Pflanze im Eisschrank eingebettet gewesen, trotzdem wird der Kälteeinfluss indirekt die Säftezirkulation verschlechternd beeinflusst haben und es konnte das Experiment somit ausschließlich durch indirekte Beeinflussung der Ernährung der Tannenwurzelläuse, nicht durch direkte Kältewirkung auf die Schmarotzerläuse gewirkt haben.

Keineswegs ist es jedoch nach den bisherigen Erfahrungen angängig, die Entstehung und das Gedeihen der Sexuparen, wie es Börner tut, von besonders günstigen Wärme- und Nahrungsverhältnissen abhängig zu machen. Gerade das Gegenteil scheint

22) Die Witterung scheint nur insoweit einzuwirken, als bei kühler, nasser Witterung die späteren Stadien der Sexuparen, insbesondere bei der letzten Häutung und beim Ab- und Überflug ungünstig beeinflusst werden. So ist in Karlsruhe in einzelnen Jahren der Anflug der Sexuparen an *Picea orientalis* eine direkt augenfällige Erscheinung, in anderen Jahren eine Seltenheit.

die Regel zu sein, während andererseits die parthenogenetisierenden Generationen durch Wärme und Saftfülle begünstigt werden, daher besonders zur Zeit der Frühjahrs- und Spätsommersaftströme gedeihen, während sie dagegen um die Zeiten der Sommermitte eine Unterbrechung finden. Zu dieser Zeit schläft die Exsulans gleichsam in der Form der Latenzlarve einen Sommerschlaf.

Ich möchte an dieser Stelle noch einmal die Frage über die Wirkung der durch Anpassung an den Zwischenwirt geförderten Parthenogenese berühren. Eingehend habe ich meine Anschauung in 16, S. 718ff. zur Darstellung gebracht. Börner hat nicht erklärt, weshalb bei uns weder *Dreyfusia piceae* und *nüsslini*, noch *Pineus strobi*, *pineoides* und vielerorts *pini*, noch seine neue Gattung *Cholodkorskya* unfähig geworden sind, erfolgreich die Gamogenese zu erzeugen[23]). Dass bei *Dreyfusia nüsslini* wohl alljährlich noch in mehr oder weniger beschränktem Maße sexuelle Weibchen und Männchen hervorgebracht werden, diese aber trotzdem nicht fähig sind, entwickelungsfähige Eier und Fundatrices zu erzeugen, ist heute mehr wie je als festgestellt zu erachten, da die vermeintliche Fundatrix Börner's (Monographie S. 146) nichts anderes, als eine auf Fichtenmaitrieben entwickelte Exsulans-Latenzlarve gewesen ist, wie meine diesjährigen Erfahrungen gezeigt haben[24]).

Börner verweist auf den Kaukasus, als das mutmaßliche normalheterogenetische Paradies für *Dreyfusia*, aber selbst wenn diese noch unsichere Hypothese richtig wäre, bleibt doch bestehen, dass in Europa die Sexualität der genannten Arten impotent geworden oder ganz erloschen ist.

Es erscheint sogar höchst wahrscheinlich, dass sich aus der „Tannentriebchermide" (*Dreyf. nüsslini*) mit impotenter Sexualität die „Tannenaltrindenchermide" *Dreyf. piceae* mit ganz erloschener Sexualität entwickelt hat, und zwar durch, oder auf dem Wege der

---

23) Neuerdings (4, S. 19 f.) hat Börner durch künstliche Zuchten im Treibhaus einige befruchtete Reblauswintereier erhalten. Bei der ersten Zucht erhielt er aus 1980 Sexuparen 28 Eier und mehrere Sexuales, die munter umherliefen, also im ganzen „auf 200 Sexuparen nicht ganz 3 Wintereier", während es „niedrig bemessen 400—600" hätten sein sollen. Diesem glücklichen Resultat stehen viele vergebliche Versuche, insbesondere Balbiani's, aber auch neuerdings Grassi's entgegen. Solche unter künstlichen Bedingungen erzielte Resultate haben doch kaum eine Bedeutung gegenüber den Tatsachen, wie sie sich bei *Dreyfusia* und anderen Formen in der ungestörten Natur alljährlich abspielen. Auffallenderweise sagt Börner (4, S. 20) selbst: „es ist denkbar, dass eben deshalb die Reblausfliegen so schwer zur Eiablage zu bringen sind, weil[2]) die dargebotenen Reben nicht die Wirtspflanze der wilden Reblaus darstellen." Börner gibt damit selbst die Geschlechtsschwächung durch Anpassung an einen neuen Wirt zu.

24) Experimente vom Frühjahr 1909 haben mir gezeigt, dass die Junglarven der Nadelaestivalis, wenn man die mit letzterer besetzten Maitriebe in die Nachbarschaft von Fichtenmaitrieben bringt, sehr leicht auf letztere übergehen und hier zu charakteristischen Latenzlarven mit harten Skleriten und Wollkämmen werden.

Parthenogenese. Schon in meinem Stuttgarter Vortrag (17, S. 217) sagte ich: „Ich fasse daher die *piceae*-Altrindenlaus als eine im Werden begriffene Varietät auf, welche zurzeit in der Hauptsache nur biologisch scharf charakterisiert ist, welche aber auch morphologische Merkmale anzunehmen im Begriffe steht. Biologisch ist sie charakteristisch durch den Ausfall der an Nadeln lebenden II. Generation der Aestivalis und Sexupara und durch die Wiederholung gleichartiger Generationen."

Diese Auffassung ist neuerdings von Börner (6) in überraschend schneller Weise dahin erweitert, oder nach der Ansicht Börner's aufgeklärt worden, dass meine *piceae*-Altrindenlaus und die Zweig-Nadelrindenlaus zwei deutlich getrennte Spezies seien.

Ich bin heute noch nicht in der Lage, sagen zu können, ob die Unterschiede wirklich konstant genug sind, um eine spezifische Trennung zu rechtfertigen. Manche Darstellungen in Börner's Studie stimmen keineswegs völlig mit meinen Präparaten überein, so diejenige über die Charaktere der Exsulans vernalis und Exsulans aestivalis-Larven und Mütter bei *Dreyf. piceae*. Es bleibt aber sicher ein Verdienst des scharfsichtigen Systematikers Börner, in der zentralen grubenartigen Umgrenzung der Spinaldrüsen für *nüsslini*-Latenzlarven ein gutes Merkmal zur Unterscheidung von den entsprechenden *piceae*-Larven gefunden zu haben, gleichgültig, ob es sich um Art- oder Varietätunterschiede handelt, und ob *piceae* noch heute aus *nüsslini* hervorzugehen vermag oder nicht. Zum Trost für die Biologen möchte ich hier betonen, dass die biologische Erkenntnis der Differenzen von *piceae* und *nüsslini* der systematischen vorangegangen ist und die letztere gleichsam veranlasst und ermöglicht hat. So ist es ja in der ganzen Chermesinenforschung seither gegangen, und Börner hat sich nicht ganz mit Recht (1) S. 414 darüber beklagt, dass die rein systematische Forschung mit der biologischen nicht parallel[2]) gegangen, erstere vielmehr „in unvergleichlicher Weise vernachlässigt" worden sei, um so weniger, als diese reiche biologische Forschung dem Systematiker Börner so große Ausbeute ermöglicht hatte. Ja vielleicht hätte Börner mit seinen systematischen Publikationen besser noch einige Jahre gewartet. Es wären ihm dann Umwandlungen, wie diejenige von *Pineus viridanus* in *Cholodkovskya* und andere erspart geblieben.

Die Frage nach dem Zusammenhang zwischen der Entstehung der Diözie und der Artsonderung wird von Börner an verschiedenen Stellen seiner Arbeiten verneint, besonders deutlich in (10, S. 130): „Nur ist eben die Artfrage unabhängig von jener nach der Entstehung der Diözie."

Ich habe schon oben gelegentlich der Behandlung der Migrationshypothese meine Ansichten über die vorliegende Frage in

dem Sinne geäußert, dass die Artbildung mit der mehrmals entstandenen Migrationsfixierung parallel und korrespondierend verlaufen sein wird, wobei die ursprünglich, d. h. während der Monözie, auf der Fichte schon differenzierten Arten durch Divergenz zur Bildung von Untergattungen oder Gattungen fortgeschritten sein werden. Die heutigen Triben der *Pineini* und *Chermesini* waren vielleicht vor der Diözie schon generisch geschieden, vertreten sie doch heute morphologisch und biologisch ganz heterogene Typen, an deren Existenz gewisse parallele Konvergenzen der Morphologie und Biologie nichts ändern, welche letzteren vor allem niemals phylogenetischen Wertcharakter annehmen können.

Börner hat zwar seine Hypothese der Wirtsrelation aufgegeben, aber er hält noch immer wie ehedem und zwar noch neuestens (9, S. 54) an dem „gemeinsamen Urahn, der bereits die obligatorische Migration fixiert" hatte, fest. Ich kann diesen Standpunkt nicht teilen. Wenn Börner (10, S. 136) rügt: „Hier unterscheidet Nüsslin die Artfrage nicht von derjenigen der polyzyklischen Biologie", so hat er mich missverstanden. Börner's Meinung ist, dass die Exsulans vernalis unserer *Dreyfusia piceae* (*nüsslini*) morphologisch gleich derjenigen sei, die normal diözisch im Kaukasus leben soll, ich bin der Meinung gewesen, dass unsere *piceae*-Exsulans, weil sie durch ausschließliche Parthenogenese und neue Anpassungen den Zusammenhang mit der mutmaßlichen Stammart verloren hat, eine andere geworden sei und deshalb nicht Tochter der Migrans, also nicht Emigrans i. e. S. genannt werden dürfe. Denn die Migrans alata, ebenso wie die Fundatrix, kennen wir bis heute nicht, und es ist eine reine Vermutung, dass diese Generationen von unserer *piceae* oder *nüsslini* im Kaukasus vorkommen. Nach der früheren engeren Definition (16) von Emigrans ist dieselbe ein Kind der Migrans alata. Es durfte der Name Emigrans i. e. S. deshalb unserer *Dreyfusia*-Exsulans vernalis nicht gegeben werden, da wir bis heute noch nicht deren Eltern kennen.

An dieser Stelle soll noch statt des von Börner gebrauchten Terminus Polyzyklie der Terminus Parazyklie in Vorschlag gebracht werden. Innerhalb der Arthropodenbiologie ist „Polyzyklie" bereits vergeben, indem seit Weismann darunter das mehrmalige Vorkommen von Heterogonien mit amphigoner Generation innerhalb der Zeitdauer eines Jahres verstanden wird, und zwar bei den Heterogonienzyklen der Entomostraken.

Wie es mit Rücksicht auf die Biologie der Entomostraken ratsam erschienen war, den dort gebräuchlichen Terminus Vernalis an Stelle der Böner'schen Hiemalis für die erste Frühjahrsgeneration einzuführen, so erscheint es geboten, den Ausdruck Polyzyklie für die Chermiden zu vermeiden, da es hier keine Polyzyklie im Sinne des schon vergebenen Wortes gibt, indem nur eine einzige amphigone

Generation innerhalb eines zweijährigen Zyklus auftritt; Parazyklie trifft aber zugleich das Wesentlichste der Chermidenbiologie, nämlich das parallele Nebeneinanderherlaufen der verschiedenen Zyklen der Chermidenarten.

Zum Schlusse sei noch der Termini Fundatrigenia und Virginogenia, welche Börner (5) neuestens eingeführt hat, gedacht.

Fundatrigenia wird an Stelle der bisherigen Migrans alata bezw. der von Börner neu eingeführten Cellaris gesetzt und drückt nichts anderes aus als „Tochter der Fundatrix". Nach Obigem ist es aber weitaus charakteristischer, dass diese Generation einen geflügelten Wandertyp bedeutet. Ich hatte (16) in Vorschlag gebracht, den Terminus Migrans cellaris in Anwendung zu bringen, um den Anschluss an die Börner'sche Nomenklatur zu erleichtern. Nachdem aber Börner selbst Cellaris (Galllaus) fallen ließ, hat es keinen Sinn mehr, diesen Namen zu behalten. Wir wählen daher wieder einfach den Terminus Migrans alata, weil er längst in Gebrauch war und gerade für die Chermiden (und für andere diözische Läuse) den wichtigsten Charakter zum Ausdruck bringt, den des Wanderns und der Einführung der Diözie.

Der Terminus Virginogenia ermangelt ebenfalls der Ausdrucksform für jegliche Beziehung zur Diözie oder zum Zwischenwirt. Er ist daher im höchsten Grade indifferent und nichtssagend, während der Terminus Exsulans (Exulans, Exul) in der oben gegebenen weiteren Bedeutung beide Charaktere: Auswanderung und Zwischenwirt zugleich zum Ausdruck bringt. Exsulantes sind streng genommen nur die Vernalis sowie die ungeflügelten Nachkommen, seien dieselben der Vernalis gleich, also Exsulantes oder die morphologisch und genetisch geschiedenen Aestivales. Die Sexupara ist nur genetisch eine Exsulans, sie wird eine Remigrans. Virginogenia ist ein vager Ausdruck: Exsulantes und Aestivales, aber auch Sexuparae und Sexuales sind Virginogenien, wie alle eingeschlechtlichen Formen außer der Fundatrix nach Börner (9, S. 53) Virgines heißen. Alle derartigen vagen Ausdrücke wie virgo und virginogenia sollten zur Bezeichnung einzelner Generationen vermieden werden.

Literatur.

1. Börner, C. Systematik und Biologie der Chermiden. Zool. Anz., Bd. XXXII, 1907, S. 413.
2. — Eine monographische Studie über die Chermiden. Arbeiten a. d. Kais. Biol. Anst. f. Land- u. Forstwirtsch., Bd. VI, H. 2, 1908.
3. — Über das System der Chermiden. Zool. Anz., Bd. XXXIII, 1908.
4. — Zur Biologie der Reblaus. Mitteil. a. d. Kais. Biol. Anst. f. Land- u. Forstwirtsch., 1908, H. 6.
5. — Über Chermesinen III. Zur Theorie der Biologie der Chermiden. Zool. Anz., Bd. XXXIII, 1908.
6. —, Über Chermesinen IV. *Dreyfusia piceae* Ratz. und *Nüsslini* nov. spec. Bd. XXXIII, 1908.

7. Börner, C. Über Chermesinen V. Die Zucht des Reblauswintereies in Deutschland. Ebenda Bd. XXXIV, 1909.
8. — Über Chermesinen VII. *Cnaphalodes lapponicus* Chld. Ebenda.
9. — Untersuchungen über die Chermiden. Mitteil. d. Kais. Biol. Anst. f. Land- u. Forstwirtsch., 1909, H. 8.
10. — Zur Biologie und Systematik der Chermesiden. Biol. Centralbl., Bd. XXIX, 1909.
11. Cholodkovsky, N. Zur Frage der biologischen Arten. Biol. Centralbl., Bd. XXVIII, 1908.
12. Mordwilko. Beiträge zur Biologie der Pflanzenläuse. Biol. Centralbl., Bd. XXVII, 1907.
13. — Desgl. Bd. XXIX, 1909.
14. Nüsslin, O. Zur Biologie der Gattung *Chermes*. Verhandl. d. naturw. Ver. Karlsruhe, Bd. XVI, 1903.
15. — Zur Biologie der Gattung *Chermes*. Biol. Centralbl., Bd. XXVIII, 1908.
16. — Desgl. II. Ebenda.
17. — Zur Biologie der *Chermes piceae* Ratz. Verhandl. d. Deutschen zool. Gesellsch., 1908.
18. — Die Tannenwurzellaus. Allgem. Forst- u. Jagdztg., 1899.
19. — Zool. Anz., 1909, Bd. XXXIV, S. 746.
20. Winkler. Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreich. Progressus rei botanicae. II. Bd., 3. H., 1908.

Über den Zusammenhang primärer und sekundärer Geschlechtsmerkmale bei den Schmetterlingen und den übrigen Gliedertieren.

Von Dr. W. La Baume.

Während die mannigfachen, einer Lösung des Geschlechtsproblems zustrebenden Bemühungen der neueren Zeit zumeist die Geschlechtsbestimmung der Keimdrüsen in den Vordergrund stellen, ging Meisenheimer bei seinen Untersuchungen von einem anderen Gesichtspunkt aus, insofern dieselben zunächst eine Analyse der gegenseitigen Beziehungen durchzuführen suchten, in welchen die verschiedenen Geschlechtscharaktere, die in ihrer Gesamtheit den Begriff des männlichen oder weiblichen Geschlechtes ausmachen, zueinander stehen. Insbesondere galt es, nachdem heute die Annahme einer bereits in der jungen Keimzelle sich vollziehenden Bestimmung der Geschlechtsdrüse kaum noch abzuweisen ist, die weitere Vorfrage des ganzen Problems in möglichst präziser Form zu beantworten, ob die übrigen Teile des Genitalapparates sowie die somatischen und psychischen sekundären Geschlechtscharaktere in ihrer Differenzierung abhängig sind von jener primären Bestimmung der Keimdrüsen, oder ob der Impuls, welcher für ihre Ausbildung zum männlichen oder weiblichen Geschlecht entscheidend ist, ebenfalls unmittelbar von der jungen Keimzelle ausgeht, ob also ihre Bestimmung von vornherein eine ebenso primäre ist wie diejenige des Geschlechtsdrüse.

Der erste Teil dieser experimentellen Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung, den Meisenheimer soeben veröffentlicht[1]), behandelt ausschließlich das Problem der Beziehungen zwischen Keimdrüse und den übrigen Sexualcharakteren und beschränkt sich im wesentlichen auf die Klasse der Arthropoden oder Gliedertiere. Bei dem großen Interesse, welches dem Sexualproblem von allen Seiten dargebracht wird, und der Wichtigkeit der Versuchsergebnisse, zu denen der Verf. gelangte, erscheint es wohl angebracht, den Inhalt der zitierten Abhandlung hier ausführlich wiederzugeben.

Als Versuchsobjekt dienten ausschließlich Schmetterlinge mit hoch ausgeprägten sekundären Geschlechtscharakteren. „Anordnung und Ausführung der Experimente wurde durch den Grundgedanken bestimmt, während des normalen Entwickelungsverlaufes das ursprünglich gegebene Verhältnis von primären und sekundären Geschlechtsmerkmalen vor deren definitiven Gestaltung dadurch zu modifizieren, dass zugehörige Bestandteile ausgeschaltet, fremdartige eingeschaltet wurden. Bestand ein bestimmtes Wechselverhältnis zwischen den einzelnen Charakteren, so waren unter den veränderten Bedingungen Abweichungen vom normalen Typus zu erwarten, die unmittelbar auf jene veränderten Beziehungen zurückzuführen sein mussten."

Als besonders geeignetes Operationsmaterial erwiesen sich nach verschiedenen Versuchen die Raupen des Schwammspinners, *Lymantria dispar* L. Da die Operationsmethode in der weitaus größten Zahl der Fälle auf direktem Schereneinschnitt und direkter Entnahme der Geschlechtsdrüsen vermittels einer feinen Pinzette beruhte, mussten die Anlagen der Geschlechtsdrüsen leicht und schnell in dem umgebenden Fettgewebe erkannt werden können, und zweitens mussten die Raupen genügende Widerstandskraft gegenüber den operativen Eingriffen besitzen. Beiden Anforderungen genügt der Schwammspinner in hohem Maße, ja er liefert in dieser Beziehung geradezu ein ideales Operationsmaterial. Für die Auswahl des Materiales musste ferner ein möglichst stark ausgeprägter Geschlechtsdimorphismus des ausgebildeten Schmetterlings maßgebend sein. Auch in dieser Beziehung bildet *Lymantria dispar* ein hervorragend geeignetes Objekt, da sich beide Geschlechter wie bei kaum einem anderen einheimischen Schmetterling unterscheiden; bekanntlich ist das Männchen viel kleiner und schmächtiger als das Weibchen und dunkelbraun, während letzteres weiß ist.

Die eingehende Schilderung der Anatomie des männlichen und

1) Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung. Erster Beitrag. Über den Zusammenhang primärer und sekundärer Geschlechtsmerkmale bei den Schmetterlingen und den übrigen Gliedertieren. Von Prof. Johannes Meisenheimer. Jena 1909.

weiblichen Genitalapparates von *L. dispar* L. sowie die Darlegung der Operationsmethoden seitens des Verf. müssen wir an dieser Stelle übergehen. Es genügt zum Verständnis des folgenden, hervorzuheben, dass Hoden und Ovarien auf jüngeren Raupenstadien als kleine, paarige Gebilde erscheinen, welche fast unmittelbar unter der Haut auf der Dorsalseite des 5. Abdominalsegmentes liegen und so einem operativen Eingriffe von der Rückenseite her leicht zugänglich sind. Für die sichere Ausführung der Transplantation ist es von großer Bedeutung, dass männliche und weibliche Geschlechtsdrüsen schon sehr frühzeitig leicht voneinander zu unterscheiden sind. Als Operationsmethoden gelangten zur Anwendung: Exstirpation der Geschlechtsdrüsen (Kastration) und des übrigen Genitalapparates und Transplantation der Geschlechtsdrüsen von männlichen Individuen auf weibliche und umgekehrt sowie verschiedene Kombinationen beider Methoden.

Betrachten wir zunächst die Resultate der Experimente vom rein anatomischen Standpunkte, so ergab sich folgendes.

War die Kastration der männlichen Geschlechtsdrüse bei der Raupe völlig gelungen, so endigten die Samenausfuhrgänge (Vasa deferentia) bei dem ausgebildeten Schmetterling frei mit blind geschlossener, abgerundeter Spitze, ohne jegliche Spur eines Hodenrudimentes. Außer dem Fehlen der Hoden waren an dem Geschlechtsapparat der kastrierten Tiere keinerlei Veränderungen eingetreten, einerlei, ob die Operation bereits auf dem ersten oder erst auf dem vierten Raupenstadium vorgenommen worden war. Das Fehlen der Geschlechtsdrüsen hatte also in keiner Weise Entwickelungshemmungen irgendwelcher Art zur Folge, obwohl die eigentliche Differenzierung der Anlagen von Geschlechtsgängen und Kopulationsapparat erst lange nach der vorgenommenen Operation, im wesentlichen während des letzten Raupen- und während des Puppenstadiums vor sich geht. Eine sehr viel tiefer eingreifende Wirkung auf das Aussehen des männlichen Geschlechtsapparates übte die mit Kastration verbundene Exstirpation des sogen. Herold'schen Organes aus, das sich im Bereich des 9. Abdominalsegmentes an der Ventralseite vorfindet. Dieses von Herold entdeckte Organ enthält die Anlagen des ganzen Genitalapparates (mit Ausnahme der Vasa deferentia) sowie eines großen Teiles des Kopulationsapparates. Dementsprechend mussten, wenn die Entfernung des Organes bei der Raupe gelang, dem ausgebildeten Falter alle diese Teile fehlen, was in der Tat der Fall war. Daraus ergab sich gleichzeitig die Tatsache, dass die in dem Herold'schen Organ enthaltenen Komplexe keine Spur von Regeneration aufwiesen, und es erhob sich die Frage, ob nicht das gleichzeitige Fehlen der Geschlechtsdrüsen für das Ausbleiben der Regeneration verantwortlich gemacht werden müsse. Würde dieselbe etwa bei

Gegenwart der Geschlechtsdrüsen eintreten, so wäre in diesem Falle ein Einfluss der Drüsen auf andere Abschnitte des Genitalapparates insofern erwiesen, als sie wenigstens deren Regeneration zu fördern vermöchten. Die Ausführung einer neuen Versuchsreihe, in welcher die Kastration unterblieb und allein das Herold'sche Organ exstirpiert wurde, hatte jedoch ein völlig negatives Ergebnis; keine der in dem Herold'schen Organ enthaltenen Anlagen vermochte sich aus dem stehen gebliebenen Rest der Gesamtanlage neu zu bilden.

Auch bei den weiblichen Tieren konnte festgestellt werden, dass die Ausbildung der Ausführungsgänge und Anhangsdrüsen durch Kastration keine Hemmung erlitt. Im Gegensatz zum Verhalten des männlichen Genitaltraktus gelangten hier aber an einigen Abschnitten des Genitalapparates Erscheinungen zur Beobachtung, die auf einen gewissen Einfluss der Kastration schließen lassen. So konnten die Kittdrüsen und das Receptaculum seminis Modifikationen erleiden, und namentlich wiesen die Ovidukte starke Veränderungen auf, die besonders eine Neigung zu exzessivem Längenwachstum zeigten. Besonders auffällig ließen die operativen Eingriffe bei den weiblichen Schmetterlingen eine Erscheinung erkennen, welche schon bei den Männchen beobachtet werden konnte, dass nämlich eine Korrelation besteht zwischen der Größenausdehnung des Geschlechtsapparates und dem Umfang des zur Verfügung stehenden Leibesraumes. Die Ovarien zeigen diese Korrelation noch viel deutlicher als die männlichen Genitalapparate. Bei Zwergformen sank die Größe der einzelnen Eiröhren und damit die Zahl der produzierten Eier weit unter das Mittelmaß; im Gegensatz dazu war bei einseitiger Kastration eine übernormale Entwickelung der zurückgebliebenen vier Ovarialschläuche festzustellen. Und wenn bei fast vollständiger Kastration der gesamte Leibesraum eines Weibchens normaler Größe einer einzigen intakt gebliebenen Eiröhre zur Verfügung stand, so konnte dieselbe die Produktionskraft von 3—4 normalen entfalten. In allen Abstufungen ließ sich endlich dieses Verhältnis bei transplantierten Ovarien nachweisen, wo ihr Ausbildungsgrad stets in genauester Abhängigkeit von der Größe des betreffenden männlichen Körpers steht.

Bezüglich der Transplantationsversuche ist in anatomischer Hinsicht als wichtigstes Resultat zu verzeichnen, dass die Transplantation von Geschlechtsdrüsen aus dem einen in das andere Geschlecht als vollkommen gelungen gelten kann. Bisher war stets der Erfolg dieser Versuche, die allerdings nur an Wirbeltieren vorgenommen worden waren, ein negativer gewesen. Transplantationen von Hoden in weibliche Tiere wurden nur in geringer Anzahl ausgeführt, da einmal die Operation auf Schwierigkeiten stieß und zweitens die Hoden im ausgebildeten Zustande sehr viel weniger

gut die erreichte Entwickelungsstufe erkennen lassen. Dagegen ist die Zahl der Ovarialtransplantationen eine außerordentlich große, und die auf diese Weise experimentell erzeugten Zwitter zeigten mannigfache Variationen in der Gestaltung der Genitalorgane, je nachdem einseitige oder beiderseitige Kastration, mit Transplantation verbunden, in Anwendung gebracht worden war. Im einfachsten Falle, bei einseitiger Kastration und Transplantation, lag, bei völlig normal ausgebildetem männlichen Geschlechtsapparat, an Stelle des entfernten Hoden ein wohl entwickeltes und zahlreiche reife Eier enthaltendes Ovarium, bestehend aus vier, mit ihren Eiröhrenstielen verwachsenen Eischläuchen, im männlichen Körper; bis auf einen einzigen Fall war das Ovarium bei dieser Anordnung nicht mit dem männlichen Genitalapparat in Verbindung getreten. Bei doppelseitiger Kastration und Transplantation waren an die Stelle der beiden Hoden zwei, meist gleichmäßig stark entwickelte Ovarien getreten, von denen jedes für sich als selbständiger Komplex gänzlich unabhängig vom männlichen Geschlechtsapparat im männlichen Abdomen gelegen war. Häufig traten jedoch bei dieser Art der Anordnung Komplikationen hinzu. Die beiden getrennt voneinander in den männlichen Schmetterling verpflanzten Ovarien zeigten starke Neigung, an den freien Enden ihrer Ovidukte miteinander zu verwachsen, wodurch ein zweiter Typus transplantierter Ovarien zustande kam, nämlich ein einheitlicher Komplex mit acht Eiröhren. Diese Verwachsungstendenz konnte weiterhin auch auf Teile des männlichen Geschlechtsapparates übergreifen, indem die Ovarien mit den freien Enden der Vasa deferentia, an denen ursprünglich die Hodenanlagen saßen, in Verbindung treten, eine Erscheinung, die nicht weniger als 20mal bei 111 Faltern beobachtet wurde. Diese Vereinigung von männlichen Ausführgängen mit weiblichen Geschlechtsdrüsen war keine rein äußerliche, sondern beruhte, wie Meisenheimer mit Hilfe von Längsschnitten feststellen konnte, auf einer innigen Verwachsung beider Komplexe. Trotzdem erfüllten aber nach den Beobachtungen des Verf. die männlichen Ausführgänge niemals die Funktion eines Eileiters, da in keinem Falle der Übertritt eines Eies in das Lumen des Vas deferens erfolgt war. Von besonderem Interesse ist in dieser Hinsicht ein einzeln dastehender Fall, in welchem ein transplantiertes Ovar mit einem Vas deferens verwachsen war, obwohl dasselbe noch die zugehörigen Hoden trug; auch hier funktionierte das Vas deferens nur als Samenleiter.

Nachdem wir so das Verhalten der experimentell beeinflussten Genitalorgane in anatomisch-morphologischer Beziehung betrachtet haben, kommen wir zum Kernpunkt dieser Untersuchungen, nämlich zu der Frage, ob durch diese künstliche Reduktion bezw. Umgestaltung der Geschlechtsdrüsen ein ent-

sprechender Einfluss auf die äußeren, sogen. sekundären Geschlechtscharaktere ausgeübt wird.

Was zunächst die kastrierten Falter anbetrifft, so ist Meisenheimer hier zu demselben Ergebnis gelangt, welches bereits Oudemans und Kellog übereinstimmend erhalten hatten, dass nämlich die Kastration den sekundären Geschlechtscharakteren gegenüber völlig wirkungslos ist. Die besondere Art der Aufzucht der Raupen ermöglichte einen unmittelbaren Vergleich zwischen normalen und kastrierten Faltern, indem beide ihre Entwickelung unter ganz gleichen Verhältnissen durchmachten; und obwohl die Kastraten bereits auf einer außerordentlich frühen Stufe, wo sie als Raupen kaum 3—4 mm maßen, ihrer Geschlechtsdrüsen beraubt worden waren, unterschieden sie sich in keiner Weise von ihren unbeschädigt gebliebenen Genossen: Ausbildung der Fühler, Form des Abdomens, vor allem aber Umriss und Färbung der Flügel entsprachen in jeder Hinsicht dem Normaltypus. Ein weiterer vergleichender Gesichtspunkt war dadurch gegeben, dass männliche und weibliche Falter getrennt voneinander aufgezogen wurden. Die männlichen Raupen einer bestimmten Zucht hatten besonders kleine Falter geliefert, die eine auffallend helle Flügelfärbung zeigten, und es entstand die Frage, ob diese Abänderung durch den Einfluss der Kastration hervorgerufen war. Ein Kontrollversuch mit nicht kastrierten Raupen bewies jedoch, dass diese Annahme nicht richtig war; es waren vielmehr lediglich äußere Verhältnisse für diese Farbenänderung verantwortlich zu machen. Bei den weiblichen kastrierten Faltern machte sich eine ähnliche Erscheinung bemerkbar, indem bei zahlreichen Exemplaren der Grundton der Flügelfärbung Neigung zeigte, ins Gelblichweiße und sogar Bräunliche überzugehen. Auch hier wurde zur größeren Sicherheit in der Deutung dieser Färbungsanomalien der Kastraten ein Kontrollversuch ausgeführt, der jedoch nicht zu dem gleichen Ergebnis führte wie bei den männlichen Faltern; demnach muss die Neigung der weiblichen Kastraten zu Färbungsanomalien offenbar auf den Einfluss der Kastration zurückzuführen sein. Allerdings muss andererseits betont werden, dass dieser Einfluss keineswegs immer festzustellen ist und dass er ferner in keiner Weise den weiblichen Typus so stark zu verändern vermag, dass man auch nur einen Moment an dem weiblichen Habitus des betreffenden Falters zweifeln könnte.

Besondere Aufmerksamkeit wurde naturgemäß denjenigen Faltern zugewandt, welche durch Kastration und nachfolgende Transplantation von Genitaldrüsen des entgegengesetzten Geschlechtes zu inneren Zwittern geworden waren. Von Weibchen mit voll ausgebildetem, transplantierten Hoden wurde nur ein Individuum erhalten; aus welchen Gründen wurde schon oben erwähnt. Das-

selbe zeigte äußerlich keinerlei Abweichung vom normalen Typus. Sehr groß war dagegen die Zahl der männlichen Falter, welche neben den männlichen Geschlechtsgängen normal entwickelte Ovarien zur Ausbildung brachten. Sie waren stets in allen Charakteren typische Männchen; einige geringe Färbungsabweichungen, die in derselben, schon oben erwähnten Weise auftraten, standen zweifellos nicht mit den veränderten Verhältnissen der inneren Genitalorgane in Zusammenhang.

Somit war es erwiesen, „dass die Geschlechtsdrüsen in keiner Weise die Differenzierung der sekundären Geschlechtscharaktere regeln oder beherrschen. Weder ist die homologe Geschlechtsdrüse für den normalen Entwickelungsverlauf und den vollen Ausbildungsgrad der sekundären Charaktere erforderlich, noch vermag die Gegenwart der Genitaldrüse des entgegengesetzten Geschlechtes irgendeinen hemmenden oder umkehrenden Einfluss auf ihre definitive Gestaltung auszuüben".

Meisenheimer ist bei diesem Resultat nicht stehen geblieben, sondern hat versucht, auf dem bisher beschrittenen Wege tiefer in das Problem einzudringen. Offenbar ist das negative Ergebnis des Versuches, die sekundären Geschlechtscharaktere durch Veränderungen des primären Geschlechtsapparates zu beeinflussen, darauf zurückzuführen, dass die ontogenetischen Differenzierungsvorgänge der sekundären Merkmale bereits so fest fixiert sind, dass ihnen gegenüber die Geschlechtsdrüsen gewissermaßen machtlos sind. Vielleicht gelang es aber, die Kraft des fixierten ontogenetischen Geschehens abzuschwächen, die Kontinuität in der Entwickelung eines sekundären Sexualcharakters zu unterbrechen, indem man die ursprüngliche Anlage desselben entfernte und nunmehr auf das Regenerat, welches an seine Stelle treten würde, das Mittel der Kastration und Ovarialtransplantation einwirken ließ. Zur Ausführung dieser Versuche boten sich von selbst, sowohl wegen ihres ausgeprägten Geschlechtsdimorphismus wie auch wegen ihrer leichten operativen Zugänglichkeit, die Flügel dar.

Die Flügel gehen hervor aus sogen. Imaginalscheiben, d. h. aus kleinen Hauteinstülpungen, welche bereits auf ganz jungen Raupenstadien zu beiden Seiten des zweiten und dritten Brustsegmentes auftreten. Nach der dritten Häutung sind diese Anlagen so groß geworden, dass sie für Operationen zugänglich geworden sind. Die Operation bestand in einer sorgfältigen Entfernung der Flügelanlage des Vorder- und Hinterflügels, und zwar nur auf der rechten Seite, um in dem intakt gelassenen Flügel der linken Seite ein unmittelbares Vergleichsobjekt zu besitzen. Die Flügelexstirpation wurde sowohl an geschlechtlich normalen wie an kastrierten Raupen und an solchen mit transplantierten Geschlechtsdrüsen ausgeführt. Wir müssen leider an dieser Stelle auf eine Wiedergabe der größten-

teils außerordentlich interessanten Ergebnisse, die Verf. bei diesen Versuchen erzielte, aus Mangel an Raum verzichten. Es sei nur erwähnt, dass in der weitaus größten Zahl der Fälle Regeneration eingetreten war: von den insgesamt aus 377 operierten Raupen erzielten 147 Faltern zeigte nur ein Viertel keine Spur einer Regeneration, die übrigen dagegen alle Zwischenstufen von ganz kurzen, stummelförmigen Bildungen bis zu nahezu vollendeten neuen Flügeln. Für die vorliegende Frage ist noch die Feststellung von Wichtigkeit, dass das Regenerat eine wirkliche Neubildung darstellt, der ein völlig neues Entwickelungszentrum zugrunde gelegen haben muss.

Die Beantwortung der Frage nach dem Einfluss der Geschlechtsdrüsen auf die sekundären Geschlechtsmerkmale des regenerierten Flügels konnte sich so auf ein überaus reichhaltiges Material stützen, und die Sicherheit des Urteils wurde in hohem Maße dadurch gewährleistet, dass in der normalen linken Seite stets ein unmittelbares Vergleichsobjekt zu dem Regenerat der rechten Seite vorhanden war. Bei den kastrierten Formen beiderlei Geschlechts wurden Geschlechtsdrüsen und Flügelanlagen gleichzeitig entfernt, und zwar in einem Stadium, wo beide noch außerordentlich klein und wenig differenziert waren. Die Geschlechtsdrüsen wurden nicht wieder ersetzt und fehlten auch dem Falter völlig, an Stelle der ursprünglichen Flügelanlagen bildeten sich dagegen neue Entwickelungszentren aus und lieferten Neubildungen von wechselndem Umfang. Obwohl nun diese Neubildungen während ihrer ganzen Entwickelung jeglicher Einwirkung einer Geschlechtsdrüse entbehrten, blieb ihr ursprünglicher Geschlechtscharakter trotzdem absolut unverändert. Entsprechend den früheren Resultaten an Kastraten überhaupt behielt die linke, nicht regenerierte Flügelseite in allen Fällen den Charakter des ursprünglichen Geschlechtes bei und ebenso die rechte regenerierte Seite. Ganz ähnlich sind die Ergebnisse in den Versuchsreihen, wo männlichen Raupen bei gleichzeitiger Exstirpation der Flügelanlagen nach erfolgter Kastration junge Ovarialanlagen eingepflanzt wurden. Hier fand eine Weiterentwickelung beider Organanlagen statt, es musste sich also die gesamte Entwickelung der männlichen Flügelneubildungen bei Gegenwart weiblicher Geschlechtsdrüsen vollziehen. Trotz Anwesenheit normal entwickelter Ovarien kam aber der ursprünglich männliche Typus des exstirpierten Flügels wieder vollausgebildet zum Vorschein; von irgendwelchem Einfluss der fremden, stets hochentwickelten Geschlechtsdrüse war niemals auch nur eine Andeutung bemerkbar.

Übereinstimmend mit all diesen anatomisch-morphologischen Befunden war auch die Einwirkung der Operationen auf die psychischen Sexualcharaktere eine durchaus negative. Hatte schon Oudemans festgestellt, dass kastrierte Falter von *Lymantria*

dispar in keiner Weise ihre Sexualinstinkte eingebüßt hatten, so war es von besonderem Interesse, zu erfahren, wie sich solche Männchen verhielten, denen nicht nur die Geschlechtsdrüsen, sondern auch der gesamte übrige Geschlechtsapparat sowie der Kopulationsapparat fehlten. Solche Männchen machten stundenlang die lebhaftesten Begattungsversuche, ohne dass natürlich ihre Bemühungen einen Erfolg hatten. Nicht minder interessant war das Verhalten der männlichen Falter, welche an Stelle der Hoden transplantierte Ovarien in ihrem Leibe beherbergten. In allen Versuchen gingen diese Männchen nach ganz kurzer Zeit mit beigesetzten Weibchen die Kopula ein und verharrten in derselben bis zu 4 Stunden, ganz wie es den normalen Verhältnissen entspricht. Muss dabei das lange Verharren in Kopula trotz fehlender Ejakulation auffallend erscheinen, so wird andererseits gerade dadurch das Fehlen jeglicher Abschwächung des normalen Geschlechtstriebes außerordentlich überzeugend dargetan. „Kaum können wohl schärfere Beweise," so bemerkt Meisenheimer dazu, „dafür erbracht werden, dass Ausbildung wie Betätigung der psychischen Sexualcharaktere völlig unabhängig von einer Beeinflussung seitens der Geschlechtsdrüsen oder anderer Teile des Genitalapparates sich vollziehen. Eine Wechselwirkung zwischen primärem Geschlechtsapparat und Geschlechtsinstinkten besteht in keiner Form und keinem Grade."

Endlich hat Meisenheimer noch die Wechselbeziehungen von primären und sekundären Geschlechtscharakteren bei den bisher beobachteten natürlichen Arthropodenzwittern in den Kreis seiner Beobachtungen gezogen. Bekanntlich kommt Zwitterbildung bei Gliedertieren nicht selten vor, und Angaben über Zwitter von Schmetterlingen, Bienen, Blattwespen, Spinnen und Krebsen sind zahlreich in der Literatur vorhanden. Es hat sich herausgestellt, dass die morphologischen und anatomischen Verhältnisse dabei sehr mannigfache sein können. Für die vorliegende Frage ist aber die Feststellung einer Anzahl von Fällen entscheidend, in denen bei äußerer Zwitterbildung, also bei gleichzeitigem Auftreten der Charaktere beider Geschlechter im äußeren Habitus, innerlich nur die Genitalorgane des einen Geschlechtes vorhanden waren; denn diese Fälle führen mit zwingender Notwendigkeit zu dem Schlusse, dass die sekundären Charaktere eines Geschlechtes auftreten können, ohne dass die entsprechenden Geschlechtsdrüsen oder sonstigen homologen inneren Geschlechtsorgane vorhanden sind. Damit ist aber durch die vergleichende Betrachtung der von der Natur hervorgebrachten Zwitterbildungen in der Klasse der Gliedertiere das gleiche Resultat gewonnen worden, zu dem Meisenheimer durch seine Versuche gelangt ist.

„Mit dem Versagen des Prinzips," so schließt der Verf. seine interessante Abhandlung, „die Ausbildung der sekundären Sexual-

charaktere auf einen formativen Reiz der Geschlechtsdrüsen während der Ontogenese zurückzuführen, werden wir notwendig dazu gedrängt, die Ursachen ihrer Differenzierung in weit zurückliegenden Entwickelungsperioden zu suchen. Sind primäre und sekundäre Geschlechtscharaktere ihrer Entstehung nach unabhängig voneinander, so muss es etwas drittes geben, das bestimmend für beide zugleich in ihrer Entwickelung zum männlichen oder weiblichen Geschlecht wirkt. Für die Geschlechtsdrüsen ist diese bestimmende Ursache sehr wahrscheinlich in der jungen Keimzelle zu suchen; die Vermutung liegt nahe, dass auch die Bestimmung der übrigen Sexualcharaktere schon hier erfolgt. Der bisher erbrachte Beweis für diese Annahme ist ein rein negativer, insofern die Möglichkeiten einer während der Ontogenese sich vollziehenden Bestimmung durch unsere Betrachtungen ziemlich ausgeschaltet erscheinen; positive Beweise zu schaffen, das ist nun die weitere Aufgabe des Experimentes. Wohl geben mancherlei Erfahrungen uns Anhaltspunkte für den neu zu beschreitenden Weg; ob und wann er zum Ziele führt, das kann erst sein Ende lehren."

Sui movimenti di maneggio e sul loro significato nella teoria segmentale.

Del **Dottor Salvatore Comes.**
Libero Docente di Zoologia e di Anatomia Comparata (Dall' Istituto di Zoologia, Anatomia e fisiologia comparate della R^a Università di Catania diretto dal Prof. A. Russo).

In un precedente lavoro[1]) richiamavo l' attenzione dei biologi sul fenomeno di stereotropismo positivo presentato dallo addome della larva di Myrmeleon formicarius L., ed attribuivo ad esso il movimento retrogrado della larva medesima. Fra le tante esperienze volte a dimostrare questo asserto, ricordo quella della sezione sagittale del capo della larva, cioè della sezione che nello stesso tempo e nello stesso senso si praticava sui gangli sopra e sotto esofageo. Come effetto di questa esperienza, si otteneva un movimento di maneggio perfettamente circolare, nel senso del lato integro, ed io mi sforzavo a dimostrare che esso dovevasi ancora al fenomeno dello stereotropismo, con una serie di ragionamenti che adesso non interessa ricordare. Ora invece conviene analizzare meglio tale movimento. Appena avvenuta la emisezione cefalica, di cui è parola, la larva perde il suo movimento a ritroso, e, sempre movendo l' addome, si sposta lateralmente, col lato normale, descrivendo, nei

1) Stereotropismo, geotropismo e termotropismo nella larva di Myrmeleon formicarius — S. Comes. Atti Accadem. Gioenia di Sc. Nat. in Catania. Ser. V. Vol. II. Mem. IV.

diversi momenti, un cerchio, al cui centro sta il capo ed alla periferia l'apice addominale. Cio è stato rappresentato nello schema della figura 1. Dalla traiettoria d'un tale movimento, si può e si deve inferire che il capo è il minimum movens e l'addome il maximum movens dell'animale, giacchè il secondo ruota attorno al primo. Facciamo subire adesso la medesima operazione ad un altro artropode, adulto, ad un millepiedi (Julus terr.) per esempio. Quivi il movimento di maneggio si verifica pure caratteristicamente, ma il cerchio descritto dalla traiettoria avrà per centro la coda e

Fig. 1.

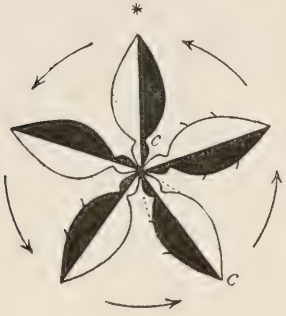


Fig. 2.

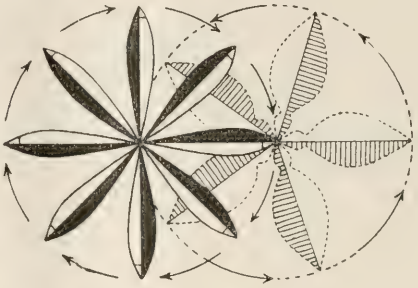
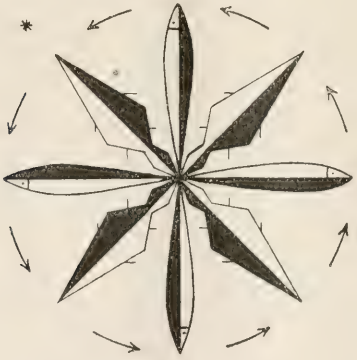


Fig. 3.



l'estremo cefalico alla periferia, quest'ultimo perciò segna il massimo spostamento dell'animale. Lo stesso effetto si avrà, com'è noto, praticando su animali superiori quali i Vertebrati.

Ora se è vero che i movimenti delle varie parti del corpo sono prodotti dalla reazione della parte del sistema nervoso centrale relativo, è indiscutibile che nel primo caso, cioè nel caso della larva, la parte del sistema nervoso che presiede al movimento, è essenzialmente costituita dai gangli addominali, mentre nel secondo caso essa è data dai gangli cerebroidi o dal cervello. Infatti, se nel cerchio descritto dalla larva operata di Myrmeleon

si dispone, con un medesimo orientamento, un animale ugualmente operato, che non presenti però il movimento a ritroso, esso farà centro al suo estremo codale ed uscirà quindi dal cerchio precedente, per descriverne un altro di raggio uguale ed intersecante il primo nei due punti in cui le traiettorie dei due movimenti si incontrano. Tale divaricamento dei due movimenti è schematizzato nella figura 2. Evidentemente, perchè i due animali operati segnino con la traiettoria dei loro movimenti lo stesso cerchio è necessario disporli secondo la figura 3, cioè la larva con il capo al centro e la coda alla periferia, l'altro animale in senso inverso alla larva, vale a dire capovolto rispetto a quest'ultima. Ora è naturale che se per una medesima disposizione i due animali divaricano, ciò significa che le parti omonime del sistema nervoso non sono analoghe, e che, se i due movimenti sono coincidenti in una disposizione inversa dei 2 individui, bisogna concludere che questa analogia è dovuta alla parti eteronime. In altri termini, ciò che nella larva di Myrmeleon compie l'addome, o, per meglio dire, la parte addominale della catena ganglionare, in un altro qualunque animale cade sotto l'influenza del capo (gangli cerebroidi, cervello). Dal movimento a ritroso della larva e dalla minima parte sostenuta in esso dai gangli sopra e sotto esofagei io inferivo, nel citato lavoro, che non si può accogliere come una funzione specifica del cervello la capacità di muoversi all'innanzi come vorrebbe lo Steiner[2]), e consigliavo di osservare i fenomeni conseguenti alla emisezione sagittale di un altro qualunque ganglio della catena nervosa per vedere sino a qual punto i movimenti di maneggio sono un effetto esclusivo della estirpazione d'una metà laterale dei gangli cerebroidi Evidentemente si porterebbe grande luce nelle quistioni che riguardano la teoria segmentale, se si potesse dimostrare la produzione di movimenti di maneggio dopo l'emisezione d'un ganglio qualsiasi della catena. Esperienze in questo senso mi pare non se ne siano ancora fatte, ove si eccettuino i tentativi di Loeb[3]) che operò con insuccesso sul midollo spinale, il quale organo a dir vero ha perduta o quasi la disposizione segmentale. Bisogna però operare non sopra un ganglio soltanto; tale operazione essendo difficile ad effettuarsi e di non sicuro risultato, giacchè i gangli cerebroidi sono in numero ed in dimensioni tali da compensare agevolmente il disturbo prodotto nella tonicità muscolare dall'emisezione d'un altro ganglio della catena. Bisogna operare su quei gruppi di gangli addominali risultanti dalla fusione di 2, 3 e persino di 4 paia di gangli: caso che si riscontra molto frequentemente nel tipo degli

2) Steiner, J. Die Funktionen des Zentralnervensystems wirbelloser Tiere. In Sitzungsber. der Berl. Akad. d. Wissensch., 1890. I. S., 39.

3) J. Loeb. Fisiologia Comparata del cervello e psicologia comparata. 1907.

Artropodi. Io mi sono rivolto a questo nuovo ordine di esperienze, nelle quali continuo. Colla presente breve Nota ho voluto intanto far rilevare che è molto relativa, piuttosto che assoluta, l'importanza attribuita generalmente al fenomeno dei movimenti di maneggio per dimostrare la differenziazione del cervello o dei gangli che lo rappresentano, o quella del midollo allungato (nei Mammiferi ecc.) come organi direttivi della locomozione in avanti (Steiner). Giacchè dopo l'emisezione dei gangli cerebroidi di Myrmeleon noi siamo riusciti ad ottenere un movimento di maneggio sui generis, e questo ha sede nell'addome della larva, possiamo attribuire tutto al più all'organo su cui è stata fatta l'operazione una causa secondaria di disturbo nell'equilibrio muscolare o, per dir più comprensivamente, nella simmetria del corpo, per cui non si ha più quel movimento a ritroso che si effettua indipendentemente dai gangli cerebroidi; ma un movimento composto verso quel lato in cui non è diminuita la tensione muscolare e che si traduce in un movimento circolare o rotatorio. Il caso di Myrmeleon è certamente tipico, trattandosi d'una larva; in seguito, sia nell'adulto di questa specie, sia negli animali superiori, gli organi dei sensi, definitivamente concentrati nella porzione anteriore del corpo (capo) e la scomparsa del fenomeno dello stereotropismo dovuta a modificazioni anatomiche e biologiche (habitat differente e differente modo di nutrizione) avran potuto condurre al capo esclusivamente come maximum movens i movimenti di maneggio che si verificavano nell'addome in una condizione che bisogna ritenere primitiva.

Per questo ragionamento noi dobbiamo ancora più convincerci col Loeb[4]) che nel sistema nervoso dei Vertebrati (e tanto più in quello degli Invertebrati) si presentano soltanto gangli segmentali e riflessi segmentali.

Spiegazione delle figure.

Fig. 1. Schema indicante il movimento di maneggio della larva di Myrmeleon dopo l'emisezione dei gangli cerebroidi (Il lato sano è in bianco, la freccia indica la direzione del movimento).

Fig. 2. Schema rappresentante il divaricamento nei movimenti di maneggio della larva di Myrmeleon a destra, e d'un altro animale (p. es. un vertebrato) a sinistra.

Fig. 3. Disposizione che si dovrebbe dare ad un Julus terrestris o ad un vertebrato (quella capovolta rispetto alla larva di Myrmeleon) perchè le direzioni dei rispettivi movimenti riflessi coincidano — L'asterisco, dove c'è, segna il punto di partenza dell'animale operato.

4) J. Loeb. Id.

Über „extraintestinale“ Verdauung im allgemeinen und bei Carabus auratus im besonderen.

Von Hermann Jordan, Tübingen.

Die Hauptabsicht, die ich in den folgenden Zeilen verfolge, ist, kurz einige Beobachtungen mitzuteilen, die ich bei der Nahrungsaufnahme von *Carabus* machen konnte. Allein, es will mir scheinen, als habe in der Wissenschaft die Einzeltatsache erst vollen Wert durch ihre Zusammenhänge und als sei es recht eigentlich unsere Aufgabe, einen jeden Befund als Glied in die ganze Kette von Erscheinungen einzufügen, denen er naturgemäß angehört.

Der Käfer, welcher Gegenstand meiner kleinen Untersuchung war, nimmt seine Nahrung auf dem Wege der „extraintestinalen“ oder „extrasomatischen“ Verdauung auf. Das eben scheint der Kernpunkt des Mitzuteilenden zu sein. Und so erlaube man mir eine kurze Zusammenstellung der Fälle, bei denen diese Art der Aufnahme beobachtet worden ist. Abgesehen davon, dass solch eine Zusammenstellung noch niemals erfolgt ist, hoffe ich durch die darzustellende Mannigfaltigkeit dem Leser eine Vorstellung von der Bedeutung des Vorganges geben zu können.

Verdauung außerhalb des, die Nahrung aufnehmenden Tieres findet jeweilig dann statt, wenn die Beute durch Größe oder Panzerung oder Zähigkeit des Fleisches — alles natürlich im Verhältnis zur Größe und Stärke des Räubers — der gewöhnlichen Nahrungsaufnahme allzugroße Schwierigkeiten in den Weg legt. Hierbei möchte ich unter „gewöhnlicher Nahrungsaufnahme“ ein Verschlucken des ganzen Beutetieres oder Abreißen bezw. -beißen einzelner Stücke verstehen, die dann ihrerseits, zerkaut oder nicht, eingeschluckt werden. Da es sich hier um das Verhältnis von Beute zu Räuber handelt, so kann naturgemäß die Notwendigkeit der „extraintestinalen“ Verdauung (fast) ganz am Räuber selbst, an seinen unvollkommenen Fresswerkzeugen, an der Enge seines Schlundes etc. liegen; in der Regel aber dürfen wir erwarten, dass die uns beschäftigende Erscheinung sich bei Tieren abspielen wird, die sich von Muscheln, Schnecken, Echinodermen, Arthropoden u. dgl. ernähren. Es kommt hinzu, dass die letzterwähnten Tiere besonders günstige Bedingungen für solche Auflösung bieten: Der Räuber wird sein Lösungsmittel, also vornehmlich ein eiweißlösendes Ferment in das Tier einspritzen und das Fleisch der Beute in deren eigener Schale auflösen. Die verflüssigte Substanz kann dann ohne weiteres eingesogen werden. So bedarf es oft nur winziger Löcher im Panzer oder in der Schale der Beute, um doch die Nahrung oft in erstaunlicher Weise auszunutzen: Durch ein kleines Loch vermag eine Spinne oder eine Dytiscuslarve ihre Beute derart auszusaugen, dass nicht einmal die Muskulatur der Beine übrig bleibt.

Wir haben noch ein Wort über den Saft zu sagen, mit dem die Lösung ausgeführt wird. In einigen Fällen sind bei Tieren, die sich der dargetanen Art, Nahrung aufzunehmen, bedienen, Vorderdarmdrüsen („Speicheldrüsen“) gefunden worden, deren Sekret Eiweiß zu verdauen imstande ist. Man hat dann diesen Drüsen und ihrem Sekret die Hauptrolle bei der extraintestinalen Verdauung zugeschrieben. In der Mehrzahl der Fälle (und der unsrige gehört hierher) ist jedoch der ausgespiene verdauende Saft nichts als das Sekret des Mitteldarmepithels, der Darmsaft also, der bei den Wirbellosen mit seinem tryptischen Ferment die Eiweißverdauung durchaus allein zu besorgen pflegt[1]). Wir wollen im folgenden diese beiden Fälle nicht getrennt voneinander betrachten, denn einmal interessiert uns hier vielmehr die Art, wie das Problem der Nahrungsaufnahme unter den angedeuteten schwierigen Bedingungen von den in Frage stehenden Tieren gelöst wird: hierbei ist es von untergeordneter Bedeutung, wo der verdauende Saft herstammt. Ferner aber liegt in keinem Falle der Beweis vor, dass bei den Tieren mit Eiweißferment führenden Speicheldrüsen, diese letzteren nun auch ausschließlich die extraintestinale Verdauung leisten, mit anderen Worten, ob der Unterschied zwischen den beiden von uns unterschiedenen Gruppen durchaus prinzipiell sei. —

Eudes-Deslonchamps[2]) machte im Jahre 1826 folgende eigenartige Entdeckung: In vielen Fällen beobachtete er, wie am Strande bei eintretender Ebbe je etwa 5 oder 6 Exemplare von *Asterias rubens*, zu einem Klumpen vereinigt — mit ineinandergeflochtenen Armen, auf einem großen Exemplar von *Mactra stultorum* L. saßen Die Ränder der Muschelschalen klafften und in diese Öffnung hatten die Seesterne dicke runde Blasen mit äußerst dünner Wand eingeführt, die mit einer durchsichtigen Flüssigkeit erfüllt waren. Jeder Stern vermochte etwa 5 solcher Blasen auszusenden. An ihrem distalen Ende beschreibt nun unser Autor ein rundes weites Loch[3]), durch welches der Blaseninhalt langsam und tropfenweise sich ergoss. Die Muscheln selbst waren oft fast völlig aus ihrer Schale herausgelöst und gefressen, in anderen Fällen aber kaum angedaut. Immer jedoch waren sie tot oder doch gelähmt, rochen aber frisch, so dass kaum daran zu zweifeln war: die Stachelhäuter hatten ihre Beute in wirksamer Weise abgetötet.

Um was es sich nun bei diesen „Blasen“ handelt, lehrten MacAndrew und Barret[4]): Sie fanden, dass das Organ, welches

1) Ausnahmen sind eben jene Tiere mit eiweißverdauendem Speichel.

2) Eudes-Deslonchamps, 1826. Note sur l'Astérie commune Ann. Sc. nat. Paris. T. 9, p. 219—221.

3) Sicherlich ist solch ein Loch gar nicht vorhanden.

4) MacAndrew and L. Barret, 1857. List of *Echinodermata* dredged between Drontheim and the North Cap. Ann. Mag. nat. Hist. (2). Vol. 20, p. 43—46.

ein *Asterias* bis in das hintere Ende der Windungen einer *Littorina* einzuführen imstande ist, nichts anders sei, als der ausgestülpte Magen. Der Inhalt der Blase ist die Leibeshöhlenflüssigkeit, unter deren Druck die Magenwand erektionsartig vortritt, und sicherlich hat diese Flüssigkeit nichts mit dem Saft zu tun, den der Seestern auf sein Opfer tropfen lässt: dem Sekret des Magens selbst. Und dies Sekret hat nun die doppelte Aufgabe: 1. die Muschel zu töten oder doch derart zu lähmen, dass der Schließmuskeltonus vernichtet wird[5]). 2. Das Fleisch der Beute, in ihrer eigenen Schale zu verdauen, so dass hierauf das Lösungsprodukt mit Leichtigkeit aufgenommen werden kann.

Unsere in der Einleitung aufgestellte Behauptung, es sei die extraintestinale Verdauung nichts als eine Methode, solche Beute zu bewältigen, die auf dem gewöhnlichen Wege nicht zugänglich ist, erhält durch das Verhalten der Seesterne eine ganz besondere Stütze: Mit der Unzugänglichkeit der Beute fällt auch die Art der Nahrungsaufnahme fort; kleine Muscheln werden ganz verschluckt, z. B. lebt Astropecten, ein Seestern mit großer Scheibe und dementsprechend dehnbarem Munde, von kleinen Muscheln, die er ganz verschluckt, um die ausgedauten Schalen später wieder durch den Mund auszustoßen (ein After fehlt hier bekanntlich). Aber es gibt auch Arten, bei denen kleine Muscheln ganz verschluckt und innerhalb des Darmes — große Muscheln aber in der dargetanen Weise außerhalb des Darmes verdaut werden (Cuénot l. c. p. 41, *Asterina gibbosa*). Zu diesem, wie ich glaube, als erstes entdeckten Beispiele gesellten sich mit der Zeit eine Reihe anderer aus allen Gruppen der Wirbellosen[6]). Ja selbst bei den Protozoen dürften Fälle dieser Art vorkommen. So findet Cienkowski[7]), dass die amöbenähnlichen Jugendformen von *Colpodella pugnax*, *Vampyrella spirogyrae* und *V. pendula* Algenfäden eröffnen und den Zellinhalt aussaugen. Dem Autor scheint es nicht unwahrscheinlich, dass dies Eröffnen (bei Abwesenheit jeden mechanisch verletzenden Apparats) auf chemischem Wege vor sich geht. Der Protist legt sich dem Algenfaden dicht an und dürfte wohl zwischen diesem und dem

5) Abgesehen von Eudes-Deslonchamps stellten L. Cuénot (1887 Contribution à l'étude anatomique des Astérides. Arch. zool. expér. [2], T. 5, Suppl. bis; auf Seite 41) und W. Hess (Die wirbellosen Tiere des Meeres. Hannover 1878) diese Giftwirkung fest.

6) Anders bei den Wirbeltieren, deren weite Mundöffnung und deren starker Kauapparat (Zähne und Kieferhebelwerk) durchgehends die Einführung chemisch unveränderter Nahrung in Mund und Darm gestattet. In den wenigen Fällen, in denen die Beute nicht total überwältigt werden kann, gehört diese selbst zu den Wirbeltieren und liefert dem Räuber mit ihrem Blute eine reichliche, nahrhafte und dabei schon gelöste Nahrung.

7) Cienkowski, L., 1865. Beiträge zur Kenntnis der Monaden. Arch. mikr. Anat. Bd. 1, p. 203—232.

eigenen Körper einen Tropfen Ferment ausscheiden, angetan, die Zellmembran zu lösen. Aus Cienkowski's Abbildungen ist recht wohl zu erkennen, wie der Größe des Beuteobjekts wegen, dieses durch das Protozoon keineswegs eingeschlungen werden kann.

Sehr bekannt ist ja wohl auch der Fall von Rhizostoma, die überhaupt keinen eigentlichen Mund besitzt. Man weiß, dass diese Tiere Fangarme haben, die von Kanälen durchbohrt sind, welche die Verbindung zwischen Magen und Außenwelt herstellen. Und zwar münden diese Kanäle in den Raum, den der Kranz von Fangarmen, die Trichterkrause, einschließt, also in den sogen. Trichter. In diesen Trichter wird die Beute gebracht und Hamann[8]) beobachtete, wie sie zerfällt und wie der Brei, der durch diese extraintestinale Verdauung entsteht, durch die Kanäle aufgenommen wird.—

Der Vollständigkeit halber sei hier an eine Angabe Darwin's[9]) erinnert, derzufolge Regenwürmer ein alkalisch reagierendes Sekret auf große, als Nahrung dienende Blätter ausspeien, einen Saft, der das Chlorophyll bräunt (tryptisches Ferment) und die Stärke der Spaltöffnungsschutzzellen löst. Doch zerfallen weder die mit dem Sekret befeuchteten Blätter, noch saugt etwa der Wurm die Lösungsprodukte ein. Höchstens dient wohl die Befeuchtung, vertrocknete Blätter weich, biegsam zu machen, so dass sie in die Wurmröhre eingezogen werden können; es wird hierzu der (fermenthaltige) Darmsaft[10]) genommen, weil ein anderes Sekret nicht zur Verfügung steht. —

Bei Arthropoden und Mollusken findet sich eine Anzahl Beispiele für extraintestinale Verdauung, bei der sich deutlich erkennen lässt, dass sie dem Zwecke dient, Nahrung, die dem Kauprozess unzugänglich ist, dem Räuber nutzbar zu machen. Ich erinnere vorab an die Tiere, die ihrer Beute, wie man zu sagen pflegte, das „Blut" aussaugen. Das sind vornehmlich die Spinnen, bei denen Bertkau[11]) nachwies, dass das „Aussaugen" sich auf den Gesamtinhalt des Chitinpanzers des Beutetieres erstreckt. Vorher ist diese

---

8) Hamann, 1881. Die Mundarme der Rhizostomen und ihre Anhangsorgane. Jenaer Zeitschr. Nat. Bd. 15, p. 278.

9) Darwin, Charles. Die Bildung der Ackererde durch die Tätigkeit der Würmer. Ch. Darwin's gesammelte Werke aus dem Englischen von J. Victor Carus, Bd. 14a, Stuttgart, E. Schweizerbart'scher Verlag 1882.

10) Dass es sich um Darmsaft und nicht um „Speichel" handelt, ist zum mindesten sehr wahrscheinlich. Fredericq und Krukenberg vermissen im Vorderdarm in der Tat jedes Ferment; und wenn Willem und Minne in Pharynx und Ösophagus eine tryptische Protease finden, eine Diastase aber vermissen, so spricht die Abwesenheit der Diastase schon gegen die Annahme, die extraintestinale Verdauung sei durch Vorderdarmsekret bewirkt. Ich konnte diese Protease nicht nachweisen.

11) Bertkau, Ph., 1884. Über den Bau und die Funktion der sogen. Leber bei den Spinnen. Arch. mikr. Anat. Bd. 23, p. 214—245.

Organmasse innerhalb genannten Panzers durch eingespritzten (gespienen) fermenthaltigen Saft gelöst worden. Hier haben wir nun den ersten Fall, bei dem diese Verdauung möglicherweise durch ein Sekret zuwege gebracht wird, das sogen. Speicheldrüsen entstammt[12]). Es handelt sich um die „Unterkieferdrüsen“, Drüsen also, die „an der Innenseite, in der oberen Hälfte der langgestreckten Unterkiefer liegen, am reichlichsten und vollkommensten im Basalteil entwickelt, in schwächerer Andeutung aber auch bis fast in die Spitze reichend“. Der Extrakt dieser Drüsen (von zwei Exemplaren von *Tarantula inquilina* ♀) verdaute den Thoraxinhalt einer Schmeißfliege in 24 Stunden zu einer zähen breiigen Masse. Gleiches Resultat wurde auch bei anderen Arten erzielt. Die lange Zeit, welche diese künstliche Verdauung in Anspruch nimmt — im Gegensatz zur kurzen Dauer des wirklichen Aussaugeprozesses — ist mit geringer Wirksamkeit von Extrakten (mit reinen Sekreten verglichen), ferner mit dem Fehlen der mechanischen Wirkung der Mundwerkzeuge zu motivieren. Hiermit ist natürlich nicht bewiesen, dass dem Drüsensekret ausschließlich die extraintestinale Verdauung zuzuschreiben sei und dass der Mitteldarmsaft sich keineswegs an diesem Prozess beteilige. Die Bedeutung dieses Aussaugens durch die Spinne ist übrigens zwiefältig. Vorab bieten chitinisierte Tiere beträchtlicher Größe (mit dem Räuber verglichen) — es handelt sich um Insekten und Spinnen — dem Zerbeißen die Schwierigkeiten, von denen wir schon sprachen. Dazu aber kommt, dass die dem Vorderdarm angehörigen Organe der Nahrungsaufnahme bei den Spinnen gar nicht imstande sind, auch nur kleine Bissen zu bewältigen; sie sind ganz für das Aufsaugen von Flüssigkeiten eingerichtet.

Man könnte den Begriff „extraintestinale Verdauung“ noch weiter fassen als wir das bislang taten, könnte die Fälle hier aufzählen, bei denen die Nahrung (außerhalb des Darmes) nicht so sehr verflüssigt, als flüssig erhalten wird, wie dies bei denjenigen Tieren der Fall ist, die bei Wirbeltieren Blut saugen (*Hirudo*, *Ixodes*; diese sondern „Speichel“ ab, der Blutgerinnung hintanhält, ähnliches sicherlich bei Stechmücken und Stechfliegen, *Dochmium duodenale* u. a. m.). Schließlich gehören hierhin auch die Säureschnecken, die mit Hilfe eines Sekrets, das freie Säure enthält (Schwefelsäure bei *Doleum galea*, *Pleurobranchaea merkelii* u. a. m. — Asparaginsäure bei *Tritonium* etc.), imstande sind, die harte Körperbedeckung von Muscheln und Seesternen mit der Radula anzubohren. Durch das kleine, meist ziemlich kreisrunde Loch führt die Schnecke sich die Weichteile der Beute zu; und zwar geschieht dies sicherlich

12) Bertkau, Ph, 1885. Über den Verdauungsapparat der Spinnen. Arch. mikr. Anat. Bd. 24, p. 398—451. Vgl. auch Westberg, 1900. Korr.-Bl. Nat. Ver. Riga. Bd. 43, p. 69.

auf dem Wege der extraintestinalen Verdauung. Bei *Sycotypus canaliculatus* wurden diese Verhältnisse (soweit sie sich auf den letztgenannten Vorgang beziehen) von Mendel und Bradley[13]) genauer untersucht. Diese zu den Taenioglossen gehörende Art lebt (an der amerikanischen Küste des atlantischen Ozeans) auf Austernbänken. Auch diese Schnecken bohren ein Loch in die Austernschale und „saugen" die Weichteile dann aus. Es ergab sich nun, dass das Sekret[14]) der Speicheldrüsen eine auf Lackmus alkalisch reagierende Flüssigkeit ist, die reichlich Schleim enthält und die Fibrin und Gelatine zu verdauen imstande ist. Höchstwahrscheinlich löst dieser Saft das Austernfleisch in der eigenen Schale auf. (Gleiche Befunde bei *Fulgur carica*.)

Ganz ähnlich liegen die Dinge bei *Octopus*. Von diesen Tieren war es längst bekannt, dass sie, fast ohne den Panzer zu verletzen, die Eingeweide und (Bein-)Muskeln eines *Carcinus maenas* sich anzueignen vermögen[15]). Nachdem nun die Frage, ob das Sekret der hinteren Speicheldrüsen der Octopoden auf Eiweiß eine verdauende Wirkung ausübe, von verschiedenen Autoren in widersprechendster Weise beantwortet worden war, dürfte Krause[16]) schließlich die definitive Lösung gebracht haben. Vor allem bedient sich Krause des reinen Speicheldrüsensekrets (im Gegensatz zu seinen Vorgängern): Durch dieses wurden nach 4—5 Stunden ziemlich große Fibrinflocken vollständig verdaut! (Am besten gelang das bei schwach alkalischer Reaktion). —

Wir kommen nun zu der Tiergruppe, der die Art angehört, über die ich einiges Neue hier mitzuteilen gedenke: Es sind die Insekten, vornehmlich die Käfer. Auch hier will ich vorab einen kurzen Überblick über analoges Geschehen bei solchen Formen geben, die — zur gleichen Klasse gehörig — doch nicht Gegenstand (eingehender) eigener Untersuchungen gewesen sind.

Mit Bestimmtheit wurde extraintestinale Verdauung bei der Larve von *Dytiscus marginalis*, und zwar von Nagel nachgewiesen[17]). Dass diesen Larven praktisch ein Mund fehlt, ist bekannt. Tatsächlich wird der Mund dargestellt durch eine Öffnung an der Unterseite des Kopfes, die so verengt und verdeckt ist, dass man sie

13) Mendel, Lafayette, B. and Harold C. Bradley, 1905. Experimental Studies on the Physiology of the Molluscs. 1. The Physiology of the Alimentary Canal of *Sycotypus canaliculatus*. Amer. Journ. Physiol. Vol. 13, p 17—29.

14) Durch eine Kanüle dem Ausführgang unter elektrischer Reizung der Drüse entnommen.

15) Schmidt, Oskar in Brehm's Tierleben. Aufl. 3, Bd. 10, 1893, p. 265.

16) Krause, Rudolf, 1895. Die Speicheldrüsen der Cephalopoden. Centralbl. Physiol. Bd. 9, p. 273—277. — Über Bau und Funktion der hinteren Speicheldrüsen der Octopoden. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin. Jahrg. 1897, p. 1085—1098.

17) Nagel, Wilibald A., 1896. Über eiweißverdauenden Speichel bei Insektenlarven. Biol. Centralbl. Bd. 16, p. 51—57.

makroskopisch nicht nachweisen kann. Diese Öffnung nun steht mit je einer Rinne in den zangenartigen Mandibeln in Verbindung, Rinnen, die fast zu Kanälen geschlossen, je an der Spitze des Kiefers münden. — Die äußerst gefräßige *Dytiscus*-Larve erhascht mit den genannten Zangen so ziemlich alles, was sich in ihrem Bereiche bewegt. Handelt es sich hierbei um ein Tier (Insekten, Spinnen, junge Fische, Kaulquappen und Molgearten kommen in Betracht), so werden der Beute die Zangen in den Leib gebohrt, aus der Kanalmündung tritt ein Tropfen, der nun vorab durch Giftwirkung das Opfer tötet, späterhin ihr Fleisch auflöst. Den Speibewegungen (auf Grund deren Gift- und Fermentsaft in die Beute gespritzt wird) folgen regelmäßig Saugbewegungen, und nach einer Viertelstunde ist denn auch etwa eine Schmeißfliege völlig ausgesogen. „Von Insekten und Spinnen lässt sie (die Larve) fast nichts als die Chitinhülle übrig . . .“ Es ist an sich kaum zu bezweifeln, dass der, durch die Zange in die Beute gebrachte Tropfen, neben Gift, ein eiweißlösendes Ferment enthält. Das lässt sich nun recht leicht noch durch Verfütterung etwa von Fleisch oder Eiweißwürfelchen zeigen. An dem von den Zangen ergriffenen Fleische sieht man, dass an der Stelle, wo sich in ihm die Zangenspitzen befinden, eine bräunliche Verfärbung auftritt.

Nagel sagt: „Es bleibt schließlich eine schleimig aussehende Masse zurück, welche indessen noch Eiweiß und sogar geformte Substanz, Muskelfasern, enthält.“ Ich nahm einer *Dytiscus*-Larve ein verfüttertes Stück Kalbfleisch nach ganz kurzer Zeit ab und ließ es dann einige Zeit (etwa $^1/_2$ Stunde) stehen. Mikroskopische Untersuchung eines Zupfpräparates ergab eine fast völlige Verdauung der eigentlichen Muskelfasersubstanz, wie ich sie für *Carabus auratus* sogleich beschreiben werde, während ein anderes Stück des gleichen Fleisches, das, abgesehen vom Biss der Larve, die nämliche Behandlung erhielt (gleiche Aufbewahrungsweise) normales Aussehen bewahrte.

Dass es sich aber bei alledem um Sekrete des Vorderdarms handelt, wird keineswegs bewiesen und es scheint mir recht wahrscheinlich, dass auch hier nichts anderes als der eigentliche Mitteldarmsaft die beschriebene Erscheinung hervorruft[18]).

Unter den Insekten, die eine ganz ähnliche Nahrungsaufnahme zeigen, nennt Nagel die Larven anderer Dytisciden, ferner von *Myrmeleo* und von der Florfliege. Aber andererseits gibt es sicherlich auch viele fleischfressende Insekten, bei denen keinerlei chemische Beeinflussung der Nahrung außerhalb des Jägers stattfindet,

18) Plateau (Mém. Acad. Belg. T. 41, Mém. 2, 1875) hält gleichfalls den braunen Saft, den die gereizte Larve durch die Zangenkanäle erbricht, für Mitteldarmsekret. Dieser Saft ist wohl gleich demjenigen, der die extraintestinale Verdauung erwirkt.

bei denen also durch die Fresswerkzeuge das Fleisch der Beute zerkaut werden muss. Als Beispiel mag vorab *Dytiscus marginalis* in ausgewachsenem Zustande dienen. Der extraintestinalen Verdauung, wie wir sie sogleich bei *Carabus auratus* kennen lernen werden, würden sich ja bei diesem Wasserkäfer erhebliche Schwierigkeiten in den Weg stellen: das Wasser schwemmte das Ferment fort. In der Tat fand Plateau, wenn er ausgewachsene Exemplare von *Dytiscus marginalis* und *D. dimidiatus* unmittelbar nach einer Fleischmahlzeit öffnete, im „Jabot" (Kropf) Bissen, die 1—2 mm in jeder Richtung maßen.

Pterostichus (*Feronia*) *niger* zerbeißt angebotenes Fleisch zu kleinen Stücken. Bei Eröffnung des Darmes findet man zerkaute Chitinreste erbeuteter Insekten[19]). Das vom Käfer zerbissene Fleisch wurde in feuchter Kammer aufbewahrt und nach 24 Stunden mikroskopisch untersucht: es zeigte keinerlei nachweisbare Veränderung.

Anders bei *Carabus auratus*: Es ist wohl schon längst bekannt, dass viele Käfer unter gewissen Umständen einen braunen Saft ausspeien. Die Ansicht, als sei dieser Saft das Darmsekret selbst und dementsprechend fermenthaltig, scheint recht verbreitet gewesen zu sein. Man meinte, der Saft weiche das Fleisch der Beute auf und mache es hierdurch geeignet, von den Mundwerkzeugen zerkaut zu werden. Dieser Ansicht jedoch trat Plateau entgegen[20]): Der braune Saft, Ösophagus- und Jabotinhalt, dient nur als Verteidigungsmittel; „un carabe, qui dévore un morceau de viande ne dégorge aucun liquide coloré". Der Befund am erwachsenen *Dytiscus*, dass das Fleisch zu größeren Stücken zerkaut wird, überträgt Plateau offenbar auch auf *Carabus*; zu unrecht, wie wir gleich sehen werden.

Vorab scheint mir, dass das Schneidevermögen der Mundwerkzeuge von *Carabus auratus* (und *auronitens*) äußerst gering ist. Mit der Wirkung unserer Zähne kann sich diejenige der Käfermundwerkzeuge wohl in keiner Weise messen. Weder sind die Schneiden so zweckmäßig, noch die Hebelverhältnisse so günstig. Wenn manche Käfer auch ganz ansehnliche Leistungen mit den Mundwerkzeugen zu verrichten imstande sind, so darf dies doch nicht verallgemeinert werden. Sicherlich aber bleibt es ein Problem, wie sich Tiere mit solcher Kaueinrichtung Bissen von derartig geringer Dimension zurechtkauen können, wie sie die Enge des Mundes und des Ösophagus als Notwendigkeit erscheinen lässt. Freilich Säugetierfleisch ist nicht die normale Nahrung dieser Tiere, allein ich konnte mich davon überzeugen, dass der Hautmuskelschlauch eines

19) Ich habe nicht nachweisen können, dass das Fleisch von diesem Laufkäfer wirklich in Form dieser kleinen Bissen aufgenommen wird.

20) Plateau, Félix, 1875. Recherches sur les phénomènes de la digestion chez les insectes. Mém. Acad. Belgique. T. 41, Mém. 2, 124 pp.

ihrer gewöhnlichen Beutetiere, des Regenwurms, dem Kauprozess mindestens gleichen Widerstand entgegensetzt, als etwa ein Stück Rindfleisch. Der Käfer beginnt allerdings seine Mahlzeit am Regenwurm dadurch, dass er ihn zerbeißt, doch geschieht auch dies keineswegs derart, dass die Mandibeln den Wurm unmittelbar durchschneiden: sie packen und klemmen den Wurm, dessen heftige Bewegungen, dem Anscheine nach, am Zerreißen in der eingeklemmten Stelle ebensoviel Anteil haben, als der Druck der Zangen. Vom einfachen Zerschneiden unterscheidet sich dieser Vorgang schon durch seine lange Dauer[21]).

Zur Untersuchung des eigentlichen Aufnahmevorganges eignet sich vor allem reines Muskelfleisch von Säugetieren; doch sei ausdrücklich bemerkt, dass das Folgende auch am Regenwurm, als Beuteobjekt, bestätigt wurde.

Ganz ähnlich wie Nagel dies für Larven von *Dytiscus* beschreibt, kostet es einige Mühe, selbst nach tagelangem Fasten, den Käfer zur Annahme des Fleisches zu bewegen. Bewegt man das Fleisch, so versucht in der Mehrzahl der Fälle der *Carabus* zu fliehen. Dieselbe Bewegung veranlasst die *Dytiscus*-Larve, zuzupacken, und es ist wahrscheinlich, dass in der freien Natur *Carabus* durch (entsprechende) Bewegungen seines Opfers zum Angriff gereizt wird. Durch Hilfe irgendwelcher anderer Sinne erreicht man beim Experiment mit *Carabus* ebensowenig das Ziel der Futterannahme. Ich sah einen Regenwurm unter den Mundwerkzeugen eines *Carabus* langsam vorbeikriechen, den Käfer dabei berührend, ohne dass ein Angriff erfolgt wäre. Mit einem Male (etwa nach 10 Minuten) stürzte sich der Räuber auf seine Beute und durchtrennte sie, um sofort seine Mahlzeit zu beginnen. Ganz ebenso habe ich das mit Fleisch beobachtet, stets dauerte es lange, bis der Käfer es fand, um es dann plötzlich anzupacken. Allein bei alledem sei nicht vergessen, dass unser Versuchstier sich unter ungewohnten Bedingungen befand, nämlich in einem Glase. Auch scheint der jeweilige Hungergrad eine Rolle bei allen diesen Dingen zu spielen.

Hat unser *Carabus* die Beute gepackt, so begibt er sich unmittelbar an die Mahlzeit, die stets in gleicher Weise verläuft. Hartes Fleisch verließ der Käfer oft; weiches Fleisch aber, oder solches, das ein wenig zerkleinert worden war, behandelt er wie folgt: er versenkt den Kopf in das Fleisch, sich mit den Mandibeln den Weg bahnend. In die dergestalt entstandene Vertiefung wird nun der braune Saft gespien, der sich daselbst bis zu einem gewissen Grade ansammeln kann. Die Menge des Sekretes, die besonders das hungernde Tier abscheidet, ist keineswegs unbeträchtlich. Nun beginnen die Mundwerkzeuge ihr rhythmisches Spiel,

21) Dies wurde auch an Laufkäferlarven beobachtet.

das Plateau (l. c.) beschreibt. Mandibeln und Maxillen arbeiten genau alternierend. Wenn die Mandibeln sich schließen, öffnen sich die Maxillen und umgekehrt. Die Maxillenbewegung kann man zwar nicht immer sehen, doch erkennt man sie stets unschwer an der Bewegung der Maxillartaster, die auf dem Fleische liegend, passiv mitgeführt werden. Ober- und Unterkiefer unterscheiden sich recht wohl voneinander, was ihre Bedeutung und Bewegung betrifft: Die Oberkiefer führen die bekannten scherenartigen Bewegungen aus. Dabei befindet sich zwischen ihnen der mit Darmsaft getränkte Fleischzipfel, der den vorderen, vor dem Kopfe gelegenen Rand der Vertiefung bildet, die der Käfer in das Fleisch gearbeitet hat. Nur diesem Zipfel scheint die Arbeit der Mandibeln zu gelten: er wird gehörig verwalkt, nie aber wird der Teil, der durch die Zangen hindurchragt, abgeschnitten. Es sieht vielmehr so aus, als drückten die Oberkiefer aus dem Fleische etwas heraus und als würde dieses Etwas unmittelbar nach dem Ausdrücken von den Unterkiefern gepackt und zum Munde geführt. In der Tat ist die Bewegung der Unterkiefer ganz anders geartet als die der Oberkiefer. An Stelle der einfachen, eingelenkigen Scherenbewegung der Mandibeln tritt die (mindestens) zweigelenkige Bewegung der Maxillen, die etwa eine Kreislinie beschreiben: Von vorn-außen nach hinten-innen, derartig, dass bei der Bewegung in der Richtung zum Munde von der beschriebenen Linie in Bogenform nach innen, bei der Rückbewegung in einem Bogen nach außen abgewichen wird. Hierdurch wird vorab wahrscheinlich gleichfalls eine Walkbewegung, sodann aber, und wohl vornehmlich ein Zusammenkratzen des abgedrückten (gelösten) Fleisches in der Richtung zum Munde erzielt. Langsam verkleinert sich der vor dem Kopfe gelegene Fleischzipfel dadurch, dass die Mandibeln allmählich an ihm vorrücken; ehe er jedoch ganz verschwunden ist, lässt der Käfer ihn fahren, gräbt sich weiter hinten von neuem ein und das Spiel beginnt von vorn. Von Zeit zu Zeit ruht die Bewegung der Mundwerkzeuge, sei es zum Ausruhen, sei es dem Safte Zeit zu lassen, seine Wirkung besser zu entfalten, sei es endlich, weil den Käfer irgendeine Bewegung des Beobachters störte; ich vermag das nicht zu entscheiden.

Langsam verschwindet das Fleisch und das Abdomen des Käfers schwillt unter den Flügeldecken hervor, bis (in einem bestimmten Falle) das Fleischstück von 1 cm Länge und $^1/_2$ cm Dicke, nach einer 3 Stunden 15 Minuten währenden Arbeit, fast völlig aufgezehrt ist. (Die aufgenommene Fleischmenge hängt natürlich vom Hungerzustande des Tieres und wohl auch von der Härte des Fleisches ab.)

Wir wollen uns nun von dem eigentlichen Schicksale des Fleisches Rechenschaft geben. Zu dem Zwecke setzen wir einen

Käfer auf ein Stück Fleisch, das wir ihm nach etwa $^1/_2$ Stunde wieder abnehmen. Ein kleines, gut mit Saft bedecktes, aber nicht zerkautes Stück kommt in eine feuchte Kammer (und etwas Chloroform). Dazu tut man ein gleich großes Stück desselben Fleisches, ohne Saft des Käfers, das man mit etwas Wasser oder Kochsalzlösung anfeuchten kann. Nach 24 Stunden[22]) wird von beiden Fleischproben je eine Reihe Zupfpräparate angefertigt (von verschiedenen Stellen) und es ergibt sich mit absoluter Regelmäßigkeit, dass die Kontrollpräparate vollkommen normal sind, während die Präparate vom angefressenen Fleische folgenden Befund zeigen: Es ist keine einzige Muskelfaser mehr zu erkennen. Die gesamte eigentliche Muskelfasersubstanz ist zu einer körnigen Masse aufgelöst, die nur aus dem Grunde nicht allerorts zu einem Brei zerfällt, weil die bindegewebigen Bestandteile dem Ferment größeren Widerstand bieten und demnach in den Präparaten unverändert erscheinen. Manch ein Perimysium ist als Schlauch wohl erhalten, sein Inhalt aber ist jene feinkörnige Masse. Lässt man solch ein Fleischstück längere Zeit stehen und dann eintrocknen, so kann man darin zahlreiche Tyrosindrusen nachweisen. Kurzum an der Tatsache, dass der ausgespiene braune Saft wirklich ein verdauendes Ferment für Eiweiß enthält, dürfte nicht zu zweifeln sein. Was aber leistet der Saft? In der feuchten Kammer tritt niemals eine Lösung des Fleisches auf. Bei der Nahrungsaufnahme des Käfers aber kommt zu der rein chemischen Wirkung des Saftes, noch die mechanische der Mundwerkzeuge. Das Resultat kennen zu lernen muss man einen *Carabus auratus* unmittelbar nach der Fütterung (und nachweislicher Nahrungsaufnahme), töten. Als ich diesen Versuch ausführte, erwartete ich nach Plateau im Kropf (Jabot) zerkautes Fleisch zu finden und war sehr überrascht zu sehen, dass der ganze Kropf mit einer bräunlichen, äußerst zähen (viskösen) Flüssigkeit erfüllt war. Der enge Ösophagus enthält gleichfalls nichts als die nämliche Flüssigkeit, während Mittel- und Enddarm, wie dies schon Plateau angibt, total leer sind. Der mit dicken chitinösen Längsfalten versehene kurze Darmteil, der sich zwischen Kropf (Jabot) und blindschlauchbesetztem Mitteldarm einschiebt (Gésier), dient augenscheinlich lediglich dazu, den Inhalt des Kropfes vom Mitteldarm zeitweilig fernzuhalten. Späterhin mag der Apparat auch eine Art Filterwirkung ausüben: in diesem ersten Stadium der Verdauung ist er nichts als ein Verschluss. Man kann den Ösophagus am Munde durchtrennen und mit der Pinzette aufheben, ohne dass der, immerhin schwere, Inhalt des Kropfes imstande wäre, den Widerstand dieses Verschlusses zu überwinden und etwa in den Mitteldarm

22) Selbstverständlich ist solch lange Frist nicht notwendig!

einzutreten. Man kann daher auch den ganzen Darmteil bequem herausnehmen, auf einen Objektträger legen; dann öffnet man ihn, breitet den Inhalt gut aus und untersucht sorgfältig: Im gesamten Inhalt wird man vielleicht 4—5 total isolierte Muskelfasern finden, der ganze Rest hingegen ist vollkommen aufgelöst. Das Fett des Fleisches ist in eine ziemlich feine Emulsion verwandelt, deren einzelne Tropfen sich unter starker Vergrößerung gut unterscheiden lassen: Fängt man den viskösen Inhalt des Kropfes auf und bringt ihn mit destilliertem Wasser in ein Reagenzglas, kocht dann nach Ansäuerung, so entsteht ein Niederschlag. Ich habe das Filtrat auszusalzen versucht, doch ohne Erfolg; möglicherweise war — der kleinen zur Verfügung stehenden Menge Kropfinhalts wegen — die Verdünnung zu groß. Doch hat diese Frage, die ich gelegentlich weiter untersuchen werde, für uns kaum Bedeutung, da nunmehr die Tatsache feststeht, dass das Fleisch durchaus außerhalb des Käfers in jene zähflüssige Lösung übergeführt wird, die ihrerseits bequem den Mund und den Ösophagus zu passieren imstande ist.

Zum Schlusse möchte ich noch auf den Umstand hinweisen, dass die Nahrungsaufnahme von *Carabus auratus* sich vorzüglich zur Demonstration eignet und zwar nicht nur, um den immerhin speziellen Vorgang der extraintestinalen Verdauung zu demonstrieren, als vielmehr etwa Anfängern die Verflüssigung von Fleisch durch die Verdauungsorgane eines Tieres zu zeigen: Man setzt einen ausgehungerten *Carabus auratus* an (weiches) Fleisch, was je nach Wunsch zu Beginn oder einige Zeit vor Beginn des Unterrichtes stattfinden kann. Ist ein bestimmtes Stück Fleisch (fast) total aufgezehrt, so tötet man den Käfer unmittelbar durch eine der üblichen Vergiftungsmethoden, öffnet ihn (zu beiden Seiten natürlich) bis zum völligen Freilegen des angeschwollenen Kropfes, demonstriert diesen, entfernt ihn sodann, um ihn etwa auf einem Objektträger zu öffnen und auszubreiten. Eine mikroskopische Untersuchung wird wohl meist nicht nötig sein. Auch der Versuch, ein Stück angefressenes Fleisch, neben Kontrollfleisch, einige Zeit in der feuchten Kammer zu halten und dann unter dem Mikroskop die Wirkung der Verdauung zu zeigen, dürfte, wenigstens für einen biologischen Kurs, zweckentsprechend sein.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Der Abonnementspreis für 24 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einsenden zu wollen.

Bd. XXX. 1. Februar 1910. № 3.

Inhalt: **Wasmann**, Ueber das Wesen und den Ursprung der Symphilie. — **Heider**, Spekulatives zur *Balanoglossus*-Entwickelung. — **Küster**, Ueber organoide Gallen.

Über das Wesen und den Ursprung der Symphilie.

(173. Beitrag zur Kenntnis der Myrmekophilen und Termitophilen.)

Von **E. Wasmann S. J.** (Luxemburg).

1. Das Wesen der Symphilie.

Das echte Gastverhältnis (Symphilie) bei den Gästen der Ameisen und der Termiten ist bereits in vielen meiner Arbeiten behandelt worden, sowohl nach der biologischen als nach der morphologischen (Anpassungscharaktere), der histologischen (Exsudatgewebe) und der phylogenetischen Seite. Aus der großen Zahl meiner Publikationen, welche Beiträge zur Kenntnis der Ameisengäste und Termitengäste enthalten[1]), ist es vielleicht erklärlich, dass manche

1) In der 2. Auflage meiner Schrift „Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen" (Zoologica, Heft 26, Stuttgart 1909) ist ein Verzeichnis derselben beigefügt bis Nr. **163**. Die 2. Auflage der „Psychischen Fähigkeiten" ist Nr. **164**. Seither sind noch folgende Beiträge erschienen oder im Druck begriffen:

165. *Myrmechusa*, eine neue Gattung zwischen *Myrmedonia* und *Lomechusa*. (Ann. Mus. Civ. Genova XLIV, 1908, S. 39—42. Mit 5 Fig.)

166. Termitophilen. Ein neues termitophiles Staphylinidengenus (*Termitotelus Schultzei*) nebst Bemerkungen über die Gäste von *Hodotermes*. Mit 1 Tafel. (L. Schultze, Forschungsreise im westl. u. zentral. Südafr. I. S. 239—243. In: Denkschriften Naturw. Ges. Jena, XIII, 1908, S. 441—445.)

167. Zur Geschichte des sozialen Parasitismus und der Sklaverei bei den Ameisen (Naturw. Wochenschr. 1909, Nr. 26, S. 401—407. Mit 5 Fig.)

Autoren noch immer im unklaren darüber zu sein scheinen, welche Anschauungen ich über das Wesen und die Entwickelung der Symphilie vertrete. Ich will daher meine Ansichten hierüber kurz zusammenfassen und mit kritischen Bemerkungen begleiten.

Das echte Gastverhältnis, die Symphilie, ist im Gegensatz zur Synoekie, der Synechthrie, dem Parasitismus und der Trophobiose dadurch ausgezeichnet, dass freundschaftliche Beziehungen zwischen Gast und Wirt bestehen, aus denen aber nur der Gast einen Vorteil zieht, während der Wirt aus der Pflege jener Gäste nur Annehmlichkeit gewinnt, welche jedoch in manchen Fällen zum Schaden des Wirtes ausschlägt. Die Symphilie ist somit kein einseitiges, sondern ein wechselseitiges (reziprokes) Verhältnis. Die echten Gäste empfangen von den Wirten Pflege für sich und vielfach auch für ihre Brut und bieten dafür den Wirten eine Gegenleistung in Form von bestimmten Exsudaten (Nr. 134). Insofern die Ameisen (bezw. die Termiten) durch die Beleckung ihrer echten Gäste eine Annehmlichkeit (ein Genussmittel) erhalten, trägt die Symphilie einen mutualistischen Charakter, insofern jedoch der Nutzen ganz auf Seite des Gastes ist, nähert sie sich den parasitischen Beziehungen.

Als klassisches Beispiel für die Symphilie kann das Verhältnis von *Lomechusa strumosa* zu *Formica sanguinea* gelten. Der Käfer ist mit gelben Haarbüscheln an den Hinterleibsseiten ausgestattet, die zur Verdunstung eines flüchtigen aromatischen Fettproduktes (eines Fettäthers?) dienen, welches auf die Ameisen gleichsam berauschend wirkt. Sie belecken deshalb den Käfer mit großem Eifer, füttern ihn auch aus ihrem Kröpfchen und erziehen sogar dessen Larven mit größerer Vorliebe als die eigene Brut. Und doch sind die *Lomechusa*-Larven die schlimmsten Feinde dieser Ameise, indem

---

168. Zur Kenntnis der Ameisen und Ameisengäste von Luxemburg, III. Teil. Mit 5 photogr. Tafeln. (Arch. trimestr. Inst. Grand-Ducal IV, 1909, Fasc. 3 u. 4, S. 1—114.)

169. Die „progressive Artbildung" und die *Dinarda*-Formen. Mit 2 Fig. (Natur u. Offenb. LV, 1900, 6 Heft, S. 321—346.)

170. Über den Ursprung des sozialen Parasitismus, der Sklaverei und der Myrmekophilie bei den Ameisen. (Biol. Centralbl. 1909, Nr. 19—22).

171 *Myrmecosaurus*, ein neues myrmekophiles Staphylinidengenus. (Zoolog. Anz. XXXIV, 1909, Nr. 24/25, S. 765—768.)

172. Über gemischte Kolonien von *Lasius*. Kritische Bemerkungen und neue Beobachtungen. (Zool. Anz. XXXV, 1909, Nr. 4/5, S. 129—141.)

Zu Nr. **166**: Péringney und Brauns machen mich darauf aufmerksam, dass die von L. Schultze bei *Hodotermes viator* gefundenen, von Kolbe beschriebenen *Trichoplus aepytus* und *agis* wahrscheinlich nicht Gäste von *Hodotermes*, sondern von der Ameise *Plagiolepis custodiens* Sm. sind, die manchmal bei Termiten sich einquartiert.

sie deren Eier und junge Larven massenhaft auffressen und überdies durch ihre Fütterung aus dem Munde der Wirte den für die Ernährung der Ameisenlarven nötigen Nahrungsvorrat erschöpfen. Die Erziehung von *Lomechusa* vertritt in den infizierten *sanguinea*-Kolonien diejenige der Fortpflanzungsindividuen der Ameise, namentlich der Weibchen, und führt schließlich durch eine Aberration des normalen Brutpflegeinstinktes der Ameisen zur Erziehung krüppelhafter Zwischenformen zwischen Arbeiterinnen und Weibchen, der sogen. Pseudogynen. Die Wirtskolonie degeneriert dadurch immer mehr, bis sie schließlich ausstirbt, während die *Lomechusa* in benachbarte Nester derselben Ameisenart wandern, um sich dort aufnehmen und pflegen zu lassen (Nr. **1. 5. 11. 24, 38. 45. 46. 51. 56. 57. 59. 60. 64. 70. 75. 83. 85. 95. 118. 131. 133, 134. 136. 143, 146. 154. 157, 162. 164. 168**).

Hier haben wir einen Fall, wo die Symphilie ausgesprochen pathologische Folgen hat. Weniger hervortretend sind dieselben bei der mit *Lomechusa* nahe verwandten Gattung *Atemeles*, deren Arten als Käfer die Hälfte des Jahres (in der Wintersaison von September bis April) bei *Myrmica rubra* L. (*scabrinodis*, *laevinodis*, *ruginodis* etc.) leben, dann aber zur Fortpflanzungszeit zu bestimmten *Formica*-Arten gehen — jede *Atemeles*-Art zu einer anderen *Formica*-Art (oder Rasse) — um dort ihre Brut erziehen zu lassen (Sommersaison von April bis September). Die Pflege der *Atemeles*-Larven bei *Formica* führt viel seltener zur Pseudogynenbildung und zur Degeneration der Kolonien als die *Lomechusa*-Zucht. Der Hauptgrund hierfür liegt darin, dass die *Atemeles*, wie eben schon bemerkt wurde, doppelwirtig sind. Sie verteilen sich im Herbste, von *Formica* kommend, in zahlreiche *Myrmica*-Nester, und wenn sie im Frühjahr zu ihren *Formica* zurückwandern, so lassen sie sich häufig in andere Kolonien aufnehmen als im Vorjahr, so dass die Schädigung der *Formica*-Wirte durch die Larvenerziehung von *Atemeles* keine so andauernde ist wie bei der *Lomechusa*-Pflege durch *F. sanguinea*. Dabei bevorzugen jedoch wenigstens die größeren *Atemeles*-Arten (*pubicollis* und *pratensoides*) bestimmte Kolonien ihres *Formica*-Wirtes, die man als „Zentralkolonien" bezeichnen kann, und sammeln sich in denselben oft in großer Zahl an. In einem anderen Jahre wählen sie dann vielfach eine andere Zentralkolonie. Daher kommt es, dass man oft nur in einem einzigen *Formica*-Neste einer Gegend jene *Atemeles* in einem bestimmten Jahre antrifft, in diesem aber sehr zahlreich. So entdeckte ich im Frühling 1903 den *Atemeles pratensoides* Wasm. in einer *pratensis*-Kolonie bei Luxemburg-Stadt in Menge; seither aber fand ich kein einziges Individuum wieder, obwohl ich 1904—1905 sämtliche *pratensis*-Nester des betreffenden Gebietes bis auf den Grund durchsiebte (Nr. **140, 149**). Aus demselben Grunde erklärt sich auch,

weshalb ich den *Atemeles pubicollis* Bris., der bei Luxemburg in den *Myrmica*-Nestern wiederholt von mir gefunden wurde, daselbst noch in keinem der vielen *rufa*-Nester antraf, obwohl er in denselben seine Entwickelung durchmacht; es ist mir eben noch nicht gelungen, die betreffende Zentralkolonie von *rufa* durch einen glücklichen Zufall zu entdecken. Dagegen fand ich eine solche 1893 bei Linz a. Rh. (Nr. 34) und 1899 bei Blijenbeck in Holländisch Limburg (Nr. 105). Im Juli 1909 begegnete mir eine Zentralkolonie von *At. pubicollis* in einem *truncicola*-Neste bei Lippspringe in Westf. Dasselbe lag mitten in einem *rufa*-Gebiet. Die *rufa*-Nester der Umgegend enthielten keine *Atemeles*-Larven, obwohl *rufa* der gewöhnliche Larvenwirt von *At. pubicollis* ist; in diesem Jahre scheint sich eben die Erziehung jenes *Atemeles* ganz in der *truncicola*-Kolonie konzentriert zu haben. Da die *Atemeles*-Zucht in diesem Neste schon 2 Monate angedauert haben musste, indem die Käfer im April oder Mai von *Myrmica* zu *Formica* übergehen, und da ich bei Untersuchung des Nestes Ende Juli noch 150 *Atemeles*-Larven aller Altersstadien fand und später noch 53 erwachsene Käfer, die im Begriffe waren, das Nest zu verlassen, abfing, so ist die Zahl der in diesem Jahre in jener *truncicola*-Kolonie erzogenen *Atemeles*-Larven wohl auf mindestens 500 zu schätzen. Einen eingehenderen Bericht über diese noch unveröffentlichten Beobachtungen werde ich an anderer Stelle geben.

Dagegen sind unsere kleineren *Atemeles*-Arten, *emarginatus* und *paradoxus*, die ihre Larven bei *Formica fusca* bezw. bei *rufibarbis* erziehen lassen, alljährlich in einer großen Zahl von Nestern ihrer Wirtsameise zu treffen. Obwohl auch *paradoxus* nach einer Beobachtung von Herrn V. Ferrant bei Remich (Luxemburg) manchmal zur Paarungszeit in großer Menge in einem einzigen *rufibarbis*-Neste sich ansammelt (Nr. 168), so verteilen sich doch die Käfer später zur Brutablage in viele Nester derselben Gegend, in denen man dann ihre Larven findet, ebenso wie die *emarginatus*-Larven bei *F. fusca*. Dafür ist die Zahl der in einem Neste zur Brutpflege aufgenommenen *Atemeles* um so geringer. Hieraus begreift sich auch, weshalb man bei *Formica fusca* und *rufibarbis* viel seltener Pseudogynen begegnet als bei *rufa* und *pratensis*, wie diese andererseits bei letzteren Ameisen viel seltener sind als bei *sanguinea*.

Die Zucht der *Lomechusa*-Larven bei *Formica sanguinea* und, wenngleich in geringerem Grade, auch diejenige der *Atemeles*-Larven bei verschiedenen anderen *Formica* hat für die betreffende *Formica*-Art pathologische Folgen, wie aus der Pseudogynenerziehung klar genug hervorgeht. Die Ameisen züchten hier in der Tat ihre schlimmsten Feinde, die unter dem Deckmantel der Freundschaft sich bei ihnen eingeschlichen haben. Ja, manchmal warten

die *Formica* im Frühjahr nicht einmal die spontane Ankunft der *Atemeles* ab, die um jene Zeit zu ihnen aus den *Myrmica*-Nestern kommen, sondern sie rauben dieselben mit Gewalt aus den letzteren. Einen klassischen Fall eines durch *F. fusca* vollführten *Atemeles*-Raubes beobachtete ich am 7. April 1890 in Exaten (Holland). Als ich an jenem Tage ein Nest von *Myrmica scabrinodis* mit einem Lubbockneste von *F. fusca* durch eine Glasröhre verband, und die *Formica* in das *Myrmica*-Nest feindlich eingedrungen waren, raubten sie aus demselben zuerst in größter Eile sämtliche dort vorhandenen 15 *Atemeles emarginatus* und trugen sie in ihr Nest hinüber, wo sie dieselben sorgfältig pflegten und dann deren Larven auf Kosten der eigenen Brut aufzogen. Ähnliche Beobachtungen über *Atemeles*-Raub durch *Formica* aus *Myrmica*-Nestern habe ich auch später (1903) in Luxemburg gemacht.

Die *Paussus*, die in zahlreichen Arten in den altweltlichen Tropen bei Ameisen — vorzüglich bei *Pheidole* — wohnen und als echte Gäste von ihren Wirten an den Exsudattrichomen und Exsudatgruben beleckt, aber niemals aus ihrem Munde gefüttert werden, ernähren sich nach den bekannten Beobachtungen von Péringuey und Escherich als Raubtiere von den Larven der Ameisen. Dasselbe gilt nach Böving[2]) auch für die *Paussus*-Larven, welche „typisch karnivor" sind. Aber es wäre ein großer Irrtum, aus diesen Beispielen schließen zu wollen, dass alle echten Gäste der Ameisen in ähnlicher Weise wie die *Lomechusini* und die *Paussiden* ihre Wirtskolonien schädigten. Die Beziehungen von *Clavigер testaceus* und *longicornis* zu ihren *Lasius*-Arten sind weit harmloserer Natur. Obwohl sie als Käfer manchmal an einer weiblichen Ameisenlarve nagen, so sprechen doch alle bisherigen Beobachtungen dagegen, dass sie ihre Wirtskolonien, die gewöhnlich in blühendem Zustande sind, schädigen. Ihre Larven sind überhaupt noch unbekannt. Was für unsere *Clavigер* gilt, müssen wir, bis zum Beweise des Gegenteils, auch für die zahlreichen Gattungen und Arten der exotischen Clavigeriden annehmen. *Hetaerius ferrugineus*, der bei vielen einheimischen Ameisen, besonders bei *F. fusca*, *rufibarbis* und *sanguinea* lebt und von seinen Wirten als echter Gast beleckt, manchmal sogar gefüttert wird, kann ebenfalls nicht als ein „verkappter Ameisenfeind" betrachtet werden, da er fast nur von Ameisenleichen und den als Beute eingetragenen Insekten sich nährt. Kranke oder verwundete Ameisenlarven oder Puppen, die von den Ameisen selber aus ihrer Brutpflege ausgeschieden werden, frisst auch er gerne; aber ich sah ihn niemals an einer gesunden Ameisenlarve sich vergreifen, obwohl er mit Vorliebe auf oder

2) Om Paussiderne og Larven til Paussus Kannegieteri Wasm. (Vidensk. Meddel. fra d. Naturh. Foren. 1907, p. 109—136, mit 1 Tafel).

mitten unter ihnen zu sitzen pflegt. Für die übrigen zahlreichen *Hetaeriini*, die, nach der stärkeren Entwickelung ihrer Exsudattrichome zu urteilen, auf einer höheren Stufe der Symphilie stehen als unser *Hetaerius ferrugineus*, ist anzunehmen, dass ihre Ernährungsweise ebenfalls eine für den Bestand der Wirtskolonie unschädliche ist. Wheeler[3]), der den nordamerikanischen *Hetaerius brunneipennis* näher beobachtet hat, berichtet über seine Fütterung aus dem Munde von *F. subsericea*; außerdem lebt er von toten und verwundeten Ameisen und anderen Insektenresten gleich unserem *H. ferrugineus*. Wollte man einen *Clariger* oder einen *Hetaerius* deshalb, weil er gelegentlich auch eine kranke Ameisenlarve anfrisst, zu den „Parasiten" der Ameisen rechnen, so würde eine biologische Einteilung der Myrmekophilen und Termitophilen überhaupt illusorisch gemacht. (Fortsetzung folgt.)

Spekulatives zur Balanoglossus-Entwickelung[1]).

Von K. Heider in Innsbruck.

Im Verlaufe dieses Sommers konnte ich einige Beobachtungen über die erste Entwickelung der *Tornaria* von *Balanoglossus clavigerus* anstellen und ich habe hierüber im Zoologischen Anzeiger berichtet[2]). Diesbezüglich hier nur kurz folgendes:

Auf eine totale, annähernd äquale Furchung folgt eine Cöloblastula mit ziemlich dicker, aus hohen prismatischen Zellen bestehender Wand und entsprechend verengtem Blastocöl. Die Gastrula ist eine typische Invaginationsgastrula, deren Blastoporus sich bald durch zirkuläre Verengerung der Urmundränder verschließt. Diese Stelle entspricht der späteren Afteröffnung der *Tornaria*. Am gegenüberliegenden Pole (animaler Pol), welcher durch die Richtungskörperchen gekennzeichnet ist, entwickelt sich als Ektodermverdickung die Scheitelplatte (Fig. 1, *sp*) der Larve. Die vordere, apikale Partie des Urdarms wird als sogen. Wassergefäßblase (Anlage des Eichelcöloms) frühzeitig abgeschnürt (Fig. 1, *w*). Letztere gewinnt bald bei seitlicher Betrachtung dreieckige Gestalt, so dass wir drei Zipfel der Wassergefäßblase unterscheiden (Fig. 1). Von diesen wächst der vordere, apikale Zipfel, den ich als Scheitelfortsatz der Wassergefäßblase bezeichne, gegen die Scheitelplatte

---

3) Studies on Myrmecophiles. II. *Hetaerius*. (Journ. New-York Entom. Soc. XVI, Nr. 3, 1908, p. 135—143.)

1) Der vorliegende Aufsatz ist die Wiedergabe eines Vortrages, den der Verfasser in der Abteilung 10 (Zoologie) der 81. Versammlung Deutscher Naturforscher und Ärzte in Salzburg am 22. Sept. 1909 gehalten hat.

2) K. Heider. Zur Entwickelung von *Balanoglossus clavigerus* Delle Chiaje. Zool. Anz. Bd. XXXIV, Nr. 22/23, 1909.

aus, an die er sich ansetzt (Fig. 2). Er wird später zu dem bekannten, die Scheitelplatte mit der Wassergefäßblase verbindenden muskulären Strange (Fig. 5). Im übrigen liefert er auch Mesenchymzellen. Die beiden anderen Zipfel (Fig. 1) der Wassergefäßblase sind ungleich lang. Der längere kennzeichnet die Dorsalseite des Embryos. Er verbindet sich nun mit dem Ektoderm (Fig. 2) und öffnet sich am Rücken nach außen (Fig. 3). Dieser so gebildete „Rückenporus oder Hydroporus" der Larve wird später zum Eichelporus des ausgewachsenen *Balanoglossus* (vgl. Fig. 6).

Fig. 1.

Fig. 2.

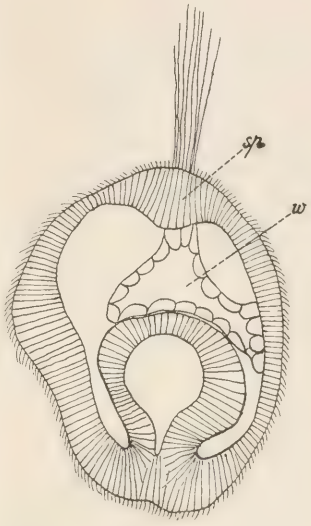


Fig. 1. Embryo von *Balanoglossus claviaerus* in seitlicher Ansicht. *sp* Scheitelplatte, *w* Wassergefäßblase.

Fig. 2. Eben ausgeschlüpfte, freischwimmende Larve von *Balanoglossus clavigerus*. *sp* Scheitelplatte, *w* Wassergefäßblase.

Der ventrale Zipfel ist der kürzeste. Er liefert die Muskulatur des Ösophagus und vielleicht auch Mesenchymzellen.

Der Darm des Embryos entsendet nun einen Fortsatz in die Gegend, in welcher später die Mundöffnung zum Durchbruch kommt (vgl. Fig. 1, 2 u. 3).

Die aus den Eihüllen ausschlüpfende junge Larve (Fig. 2) ist zunächst — wie bereits Spengel[3]) wusste — allseitig bewimpert. An der Scheitelplatte befindet sich ein mächtiger Wimperschopf.

3) J. W. Spengel. Die Enteropneusten in: Fauna und Flora des Golfes von Neapel. 18. Monogr. 1893, p. 382.

Nun brechen Mund- und Afteröffnung durch (Fig. 3). Der Mund entsteht, indem der oben erwähnte Fortsatz des Darmes sich mit einer kleinen ektodermalen Mundbucht in Verbindung setzt, der After einfach durch Wiedereröffnung der Stelle, an welcher der Blastoporus zum Verschlusse kam. Der Darm gliedert sich nun in drei Abteilungen: Ösophagus, Magen und Intestinum, welche sämtlich aus dem entodermalen Mesenteron hervorgehen.

Die Umwandlung der jungen Larve in die ausgebildete *Tornaria* vollzieht sich, indem, wie erwähnt, der Scheitelfortsatz der

Fig. 3. Fig. 4.

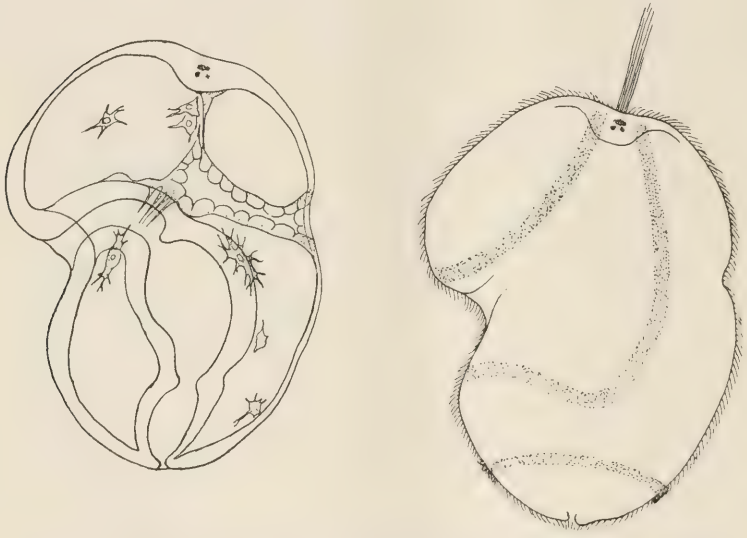


Fig. 3. Jüngstes *Tornaria*-Stadium von *Balanoglossus clavigerus*.
Fig. 4. Oberflächenansicht desselben Stadiums, wie Fig. 3.

Wassergefäßblase unter Abgabe von Mesenchymzellen in einen muskulösen Strang umgewandelt wird (Fig. 3). Es bildet sich die Ringmuskulatur des Ösophagus, die Augenflecken der Scheitelplatte und die typischen Wimperreifen (Fig. 4), welche später durch sekundäre Buchtenbildungen einen komplizierten Verlauf gewinnen (Fig. 6). Auffällig sind an der jungen *Tornaria* zwei Divertikel der Wassergefäßblase, die sogen. Hörner derselben, welche den Ösophagus rechts und links umfassen (Fig. 5). Man hat in ihnen die Anlage der sogen. Sporne der Wassergefäßblase zu erblicken.

Später treten in der *Tornaria* neue Organbildungen auf. Es entstehen die rätselhafte Herzblase und am hinteren Ende des Darmkanals zwei neue Paare von Cölomsäcken, die Anlagen des Kragencöloms c^2 und des Rumpfcöloms c^3 (Fig. 6). Von diesen wird das

Rumpfcölom c^3 zuerst angelegt und zwar in der Form paariger Divertikel des Intestinums (Bourne, Spengel)[4]). Vgl. das Schema Fig. 9 B, c^3. Das Kragencölom, welches sich etwas später entwickelt, liegt anfangs seitlich dem hinteren Ende des Magens an. Nach Bourne und Spengel wird es vom Rumpfcölom nach vorne abgeschnürt, während man nach den Angaben von Morgan[5]) für die *Tornaria* von New-England schließen möchte, dass es aus dem Magen in der Form selbständiger kleiner Proliferationen hervorwächst. Im übrigen sind die Angaben über die erste Entstehung der verschiedenen Cölomabteilungen bei den differenten Formen der Enteropneusten ungemein divergent. Ich komme hierauf später zum Teil zurück, ohne im übrigen eine erschöpfende Darstellung des Sachverhaltes geben zu wollen.

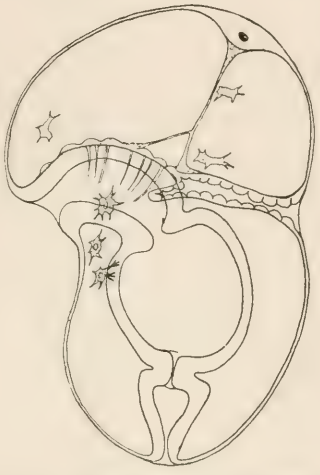


Fig. 5. *Tornaria* von *Balanoglossus*, etwas älter wie Fig. 3 u. 4.

Das in Fig. 6 B abgebildete, nach Angaben Morgan's entworfene Schema bezieht sich auf die Metamorphose der *Tornaria*, d. h. auf die Umwandlung der Larve in die ausgebildete Form. Durch das Auftreten von Einschnürungen wurden die drei Körperregionen: Eichel *E*, Kragen *K* und Rumpf *R*, voneinander geschieden. Es sind in *km* die Anlage des dorsalen Kragenmarkes, in *dn* dessen Fortsetzung, der dorsale Nervenstrang der Rumpfregion angedeutet. Was an dem Schema nicht ersichtlich ist, ist, dass am Ösophagus nun die Kiemenspalten sich auszubilden beginnen.

In theoretischer Hinsicht wäre folgendes zu bemerken. Der After (*an* in Fig. 6) des ausgebildeten Tieres entspricht der Lage nach der Stelle des verschlossenen Blastoporus (vgl. Fig. 1 u. 2). Da wir nun andererseits aus Beobachtungen über die Metamorphose der *Tornaria* (so z. B. von Morgan in Journ. Morph., Vol. IX, 1894) wissen, dass die Scheitelplatte der *Tornaria*, an welcher im Embryo die Richtungskörperchen zu beobachten sind, sich später an der vordersten Spitze der Eichel vorfindet (vgl. Fig. 1, 2 u. 6),

4) Bourne, G. C. On a Tornaria found in British seas. Journ. Mar. Biol. Assoc. (2), Vol. 1, 1889.

Spengel, J. W. Die Enteropneusten in: Fauna und Flora des Golfes von Neapel. 18. Monogr. 1893, p. 425ff.

5) Morgan, T. H. The anatomy and transformation of Tornaria. J. Hopkin's Univ. Circ., Vol. X, Nr. 88, 1891 and Journ. Morph., Vol. V, 1891.

so ergibt sich, dass die Körperachse der ausgebildeten Form mit der Gastrulaachse und der primären Eiachse zusammenfällt. Derartige Formen hat Hatschek als *Protaxonia* bezeichnet und er rechnet hierzu die Stämme der Spongiaria, Cnidaria und Ctenophora[6]). *Balanoglossus* tritt durch dieses Verhalten in einen merkwürdigen Gegensatz zu sämtlichen Bilaterien, welche als *Heteraxonia* im Sinne von Hatschek zu betrachten sind. Die isolierte Stellung der Enteropneusten wird schon durch dieses Verhalten gekennzeichnet.

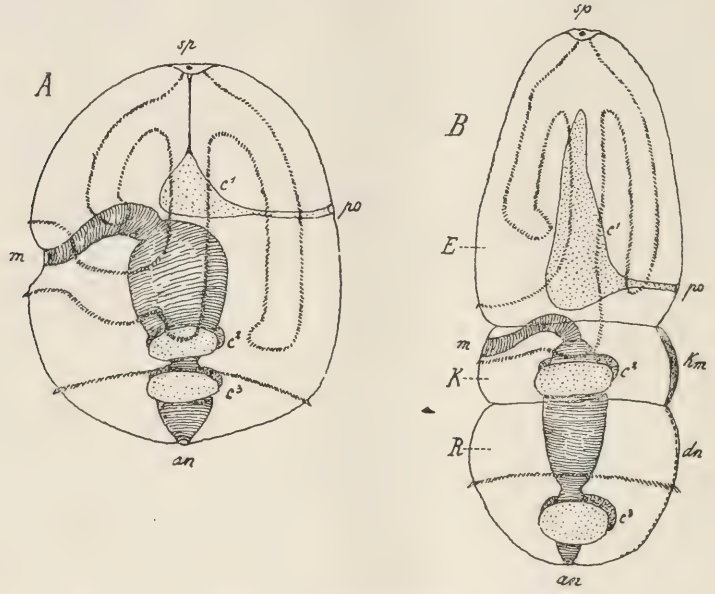


Fig. 6. A *Tornaria*, B *Tornaria* in Metamorphose, Schemata im Anschlusse an Morgan.
an After, c^1 Eichelcölom, c^2 Kragencölom, c^3 Rumpfcölom, *dn* Dorsalnerv, *E* Eichelregion, *K* Kragenregion, *km* Kragenmark, *m* Mund, *po* Rückenporus, *R* Rumpfregion, *sp* Scheitelplatte.

Im übrigen treten im Bau der *Tornaria* und in ihrer Entwickelung ziemlich nahe Beziehungen zu den Echinodermen zutage. Der Besitz eines dorsal gelegenen Hydroporus (Mündung der Wassergefäßblase) wurde schon seit langem in diesem Sinne gedeutet. Es kommt noch hinzu, dass in beiden Gruppen der Blastoporus ausschließlich Beziehungen zur Afteröffnung aufweist und dass die drei Abschnitte des Darmkanals, welche ich als Ösophagus, Magen und Intestinum (Vorderdarm, Mitteldarm und Enddarm) bezeichne, hier wie dort entodermalen Ursprungs sind. Auch in der Art der Entstehung und der späteren Verwendung der

6) Hatschek, B. Lehrbuch der Zoologie. Jena 1888, p. 40 u. 69.

Cölomsäcke sind gewisse allgemeine Ähnlichkeiten nicht zu verkennen. Es frägt sich, wie weit wir die Homologien hier führen dürfen. Für die Echinodermen nimmt man ja derzeit auf Grund der Untersuchungen von Bury, McBride u. a. das Vorhandensein von drei Paaren hintereinander gelegener Cölomsäcke an. Ich verweise diesbezüglich nur auf das von Bather[7]) in Ray Lankester's Treatise on Zoology entworfene Schema der Echinodermen-*Dipleurula* (Fig. 7), welches auch von Delage und Hérouard[8]) in ihrem Traité de Zoologie Concrète abgebildet ist. Es liegt die Versuchung nahe, diese drei Paare von Cölomräumen den bei *Balanoglossus* als Eichelcölom, Kragencölom und Rumpf-

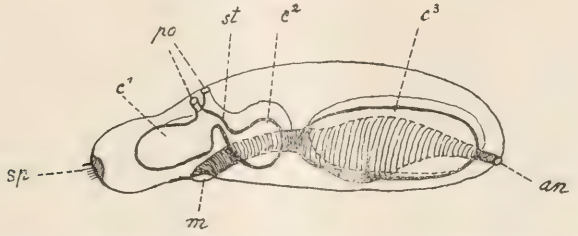


Fig. 7. Schema der hypothetischen Echinodermen-*Dipleurula* (nach Bather). *an* After, c^1 vorderstes Paar von Cölomsäckchen = Anlage des Axialsinus, c^2 mittleres Paar von Cölomsäckchen = Anlagen des Hydrocöls (von c^1 und c^2 erhalten sich im ausgebildeten Echinoderm nur die Bildungen der linken Körperseite), c^3 hinteres Paar von Cölomsäckchen = Anlage der Leibeshöhle, *m* Mund, *po* Hydroporus, *sp* Scheitelplatte, *st* Steinkanal.

cölom unterschiedenen Kompartimenten der Leibeshöhle zu vergleichen. In diesem Falle würde der Eichelporus dem Hydroporus der Echinodermen gleichzusetzen sein, während wir im Kragencölom das Homologon des ambulakralen Gefäßringes der Echinodermen zu erblicken hätten. Es ist aber auch eine andere Annahme denkbar. Man kennt schon seit längerer Zeit die oben erwähnten zwei Divertikel der Wassergefäßblase der *Tornaria*, welche den Ösophagus halbkreisförmig umfassen (Fig. 5). Diese sogen. Hörner der Wassergefäßblase wurden von Morgan[9]) für die *Tornaria* von den Bahamas beschrieben und ich habe sie an der *Tornaria* von *Bal. clavigerus* als die Anlagen der sogen. Sporne der

---

7) E. Ray Lankester, A treatise on Zoology Part. III. The Echinoderma by Bather, Gregory and Goodrich. London 1900, p. 4ff.

8) Delage et Hérouard, Traité de Zoologie concrète. Tome III. Les Echinodermes. Paris 1903, p. 432ff.

Bezüglich der Berechtigung dieses Schemas vgl. auch Caswell Grave. On the occurence among Echinoderms of Larvae with cilia arranged in transverse rings, with a suggestion as to their significance. Biol. Bull., Vol. V, 1903.

9) Morgan, T. H. The development of Balanoglossus. Journ. Morph., Vol. IX, 1894.

Wassergefäßblase gedeutet. Man könnte geneigt sein, in ihnen ein Homologon des ambulakralen Gefäßringes der Echinodermen zu erblicken. In diesem Falle müsste das Kragencölom als eine dem *Balanoglossus* eigentümliche Bildung aus dem Vergleiche mit den Echinodermen ausgeschaltet werden. Die erstangeführte Annahme wird wohl manchem wahrscheinlicher dünken. Ich sehe derzeit keine Möglichkeit, zwischen diesen beiden Varianten exakt zu entscheiden.

Man wird vielleicht gegen eine Homologisierung der Cölomabteilungen von *Balanoglossus* und den Echinodermen einwenden, dass die Art der Entstehung dieser Bildungen in beiden Gruppen eine verschiedene ist. Über die Art der Entstehung der Cölomsäcke bei den einzelnen Enteropneusten-Formen sind die mannigfaltigsten Angaben gemacht, die sich noch nicht gut vereinigen lassen. Bekannt ist das Bateson'sche Schema, wonach Kragen- und Rumpfcölom als seitliche paarige Urdarmdivertikel angelegt werden[10]). Für die *Tornaria* kann wohl folgendes als festgestellt angesehen werden: das Eichelcölom (Wassergefäßblase) entsteht frühzeitig als abgeschnürter Teil des vordersten, apikalen Endes des Urdarms (Fig. 1). Später legt sich das Rumpfcölom in der Form paariger Divertikel des Enddarms (Intestinums) an (Bourne, Spengel). Das Kragencölom entwickelt sich zuletzt. Ob es, wie Bourne und Spengel meinen, vom Rumpfcölom nach vorne abgeschnürt wird, oder ob es sich, wie man nach Angaben von Morgan für die *Tornaria* von New England (1891) schließen möchte, in der Form selbständiger Zellproliferationen des Magens anlegt, will ich dahingestellt sein lassen. Jedenfalls wird man derzeit daran festhalten können, dass bei jenen Enteropneusten, die sich durch eine *Tornaria* entwickeln, das Eichelcölom und das Rumpfcölom zeitlich und örtlich verschiedenen Ursprungs sind. Das erstere entwickelt sich frühzeitig an dem Scheitel des Urdarms, das letztere später durch paarige Ausstülpung am Enddarm, also hinten in der Nähe der Blastoporusstelle.

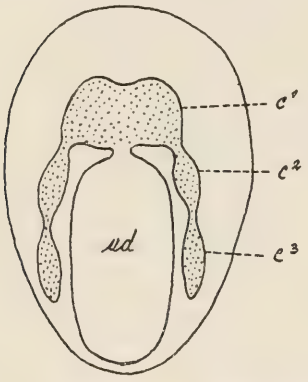


Fig. 8. Schema der Entstehung der Cölomräume bei *Dolichoglossus pusillus* (nach Davis).
c^1 Eichelcölom, c^2 Kragencölom, c^3 Rumpfcölom, *ud* Urdarm.

Bei den Echinodermen entwickeln sich im allgemeinen die

10) Vgl. Korschelt u. Heider. Lehrbuch der vgl. Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Tiere Spec. Th. 1. Heft, p. 252.

verschiedenen Abteilungen der Leibeshöhle aus einer einheitlichen Anlage, welche sich als gemeinsame Hydro-Enterocölblase von dem Scheitel des Urdarms abschnürt, also ganz ähnlich, wie die Eichelcölomanlage (Wassergefäßblase) bei *Balanoglossus*. Von dieser gemeinsamen Anlage werden die Cölomsäcke (Lateralscheiben) und die ursprünglich paarigen Hydrocölsäckchen seitlich nach hinten abgeschnürt. Es muss darauf aufmerksam gemacht werden, dass eine ganz übereinstimmende Art der Abschnürung des Kragen- und Rumpfcöloms von B. M. Davis[11]) für eine Enteropneustenform, nämlich für *Dolichoglossus pusillus* angegeben worden ist

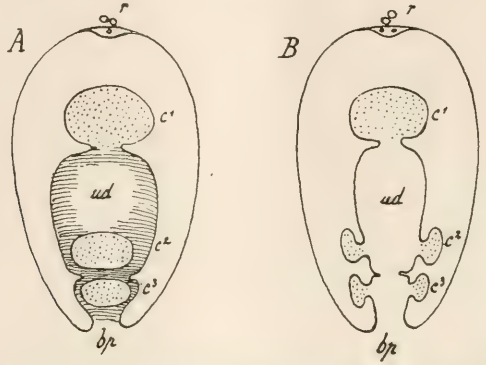


Fig. 9. Schema der Abschnürung der Cölomsäcke bei *Balanoglossus*. A in der Ansicht von der linken Seite, B Dorsalansicht Es sind in dem Schema Bildungen vereinigt, welche in Wirklichkeit zeitlich weit auseinander liegen. Vgl Fig. 9 A mit Fig. 6 A. Die Entstehung des Kragencöloms c^2 durch Abschnürung von der Magenregion, wie sie das Schema angibt, ist in Wirklichkeit zweifelhaft.
bp Blastoporus, c^1 Eichelcölom, c^2 Kragencölom, c^3 Rumpfcölom, *r* Richtungskörperchen, *ud* Urdarm.

(Fig. 8). Ich halte derartige Differenzen in der Art der Ausbildung der einzelnen Cölomkompartimente im Kreise der Enteropneusten für möglich. Auch im Kreise der Echinodermen ist das oben angedeutete Schema der Cölombildung keineswegs allgemein gültig. Bei *Comatula* wird, wie man aus der Arbeit von Seeliger[12]) ersehen kann, die gemeinsame Anlage von Hydrocöl (c^2) und Parietalkanal (c^1) vom Scheitel des Urdarms abgegeben, während sich die Cölomsäcke (c^3) hinten in der Nähe der Blastoporusstelle auf eine eigentümliche Weise abschnüren. *Comatula* würde sonach in bezug auf ihre Cölomentwickelung mit den Tornarien übereinstimmen, während die übrigen Echinodermen sich dem Schema von *Dolicho-*

11) Davis, B. M. The early life-history of *Dolichoglossus pusillus* Ritt. Univ. of Calif. Publications in Zoology, Vol. 4, 1908.

12) Seeliger, O. Studien zur Entwickelungsgeschichte der Crinoiden. Zool. Jahrb., Anat. Abt., 6. Bd., 1892.

glossus pusillus anschließen würden. Kurz, wir finden in beiden Gruppen anscheinend parallel laufende Differenzen in der Art der Cölombildung und ahnen so die Möglichkeit eines ihnen allen zukommenden gemeinsamen Schemas. Nach meinen Vorstellungen würde sich dieses Schema dem oben angeführten Bateson'schen nähern (Fig. 9.).

Es sei noch auf eine Übereinstimmung hingewiesen, welche sich zwischen der Entwickelung der *Comatula* und der *Tornaria* findet. Seeliger beschreibt (auf p. 257) einen hohlen Fortsatz des Parietalkanals (erstes Cölomsäckchen) von *Comatula*, welcher sich nach vorne bis unter die Anheftungsgrube (neben der Scheitelplatte) erstreckt und in welchem ich das Homologon des von mir sogen. Scheitelfortsatzes der Wassergefäßblase der *Tornaria* erblicke.

Wir würden auf diesem Wege vielleicht dazu geführt, die Eichel von *Balanoglossus* mit dem Vorderende der *Comatula*-Larve, mit dem larvalen Anheftungsorgan der *Asterina*-Larve und mit den *Brachiolaria*-Armen zu vergleichen. Eine Homologisierung des sogen. Eichelglomerulus von *Balanoglossus* mit dem Axialorgan der Echinodermen läge dann im Bereiche der Möglichkeit. Derartige Ausblicke sollen hier nur mit einigem Vorbehalt vorsichtig angedeutet werden.

W. E. Ritter[13]), welcher in einem Sammelreferat die Ergebnisse von Davis an *Dolichoglossus* bespricht, lenkt die Aufmerksamkeit auf die Tatsache, dass sich zwischen der Entwickelungsweise dieser Form und von *Amphioxus* wenige Ähnlichkeiten ergeben. Diese Tatsache, die unbestreitbar ist, wird vielleicht manchem eine gewisse Enttäuschung bereiten. Dass nach Davis im Furchungsablauf von *Dolichoglossus* Anklänge an die von Cerfontaine neuerdings so eingehend dargestellte *Amphioxus*-Furchung gegeben sein sollen, ist eine etwas magere Kompensation. Nach den Mitteilungen und Abbildungen von Davis möchten wir diese Übereinstimmung nicht allzuhoch veranschlagen.

Ich glaube überhaupt, dass man von falschen Voraussetzungen ausgegangen ist, wenn man von der Entwickelungsweise von *Balanoglossus* und *Amphioxus* besonders auffallende Übereinstimmungen erwartete. Die nähere Durchführung dieses Vergleiches hat für mich etwas ungemein Anziehendes. Ich gehöre zu jenen Zoologen, welche in *Balanoglossus* etwas wie eine entfernte Vorstufe von *Amphioxus* erblicken. Ich glaube (mit Ritter, gegen Willey), dass man den sogen. Eicheldarm von *Balanoglossus* mit dem Vorderende der Chorda von *Amphioxus* homologisieren darf, das dorsal

13) W. E. Ritter, Recent Literature on the Enteropneusta. Am. Nat., Vol. 42, 1908.

gelegene Kragenmark der ersteren Form dem Vorderende des Neuralrohres der Chordaten. Auch im Bau des Kiemenkorbes beider Gruppen scheinen mir übereinstimmende Züge gegeben zu sein. Zwar hat Spengel[14]) auf gewisse sekundäre Differenzen in dieser Richtung hingewiesen; doch ist nach meiner Ansicht eine gewisse übereinstimmende Grundlage nicht zu verkennen. Auch möchte jenen Vorstellungen, auf Grund deren MacBride[15]) eine Zurückführung der Cölomverhältnisse von *Amphioxus* auf die von *Balanoglossus* versucht hat, eine gewisse Berechtigung zuzuerkennen sein.

Wenn trotzdem in der Entwickelungsweise beider Formen nur verhältnismäßig geringe Übereinstimmungen zu erkennen sind, so erkläre ich mir das auf folgende Weise. Die Entwickelung von *Balanoglossus* führt uns auf entfernte Vorstufen, auf Urzeiten und Urformen zurück, von denen sich in der *Amphioxus*-Entwickelung nur spärliche Reste erhalten haben. Vor allem fehlt in der *Amphioxus*-Entwickelung ein der *Tornaria* vergleichbares Stadium.

Der *Balanoglossus*-Entwickelung gegenüber erscheint die *Amphioxus*-Entwickelung in ihren ersten Stadien abgekürzt und zusammengedrängt. Daher werden hier frühzeitig Organanlagen produziert, welche bei *Balanoglossus* verhältnismäßig geringere Bedeutung besitzen und dementsprechend in der Ontogenie erst recht spät in Erscheinung treten (Chordarudiment und Neuralrohr). In den späteren Gastrulastadien von *Amphioxus*, wenn der Urmund sich verkleinert hat und die abgeflachte Dorsalseite kenntlich wird, ist jedenfalls bereits ein recht ansehnlicher Teil der Rumpfregion angelegt, während in der viel kleineren Gastrula von *Balanoglossus* von der späteren Rumpfregion noch kaum etwas vorhanden ist. Wir dürfen nicht vergessen, dass eigentlich die ganze *Tornaria* nur die Anlage der späteren Eichel repräsentiert (vgl. Fig. 6), dass die Kragen- und Rumpfregion in der *Tornaria* nur einem kleinen hinteren Abschnitte entspricht und erst durch spätere Wachstumsprozesse hinzugebildet werden. Bei *Amphioxus* werden sofort nach erfolgter Verengerung des Blastoporus die Medullarplatte, die Chordaplatte und die Ursegmente gebildet. Bei *Balanoglossus* entsteht von den Cölomsäckchen nur das vorderste (die Wassergefäßblase) annähernd ebenso frühzeitig, das Kragen- und Rumpfcölom werden viel später erst in der *Tornaria* gebildet. Das Chordarudiment und das Kragenmark entstehen noch viel später, erst während oder nach vollzogener Metamorphose der *Tornaria*.

Im einzelnen ist folgendes zu beachten. *Balanoglossus* ist, wie wir eingangs hervorgehoben haben, ein Protaxonier. Bei *Amphioxus*

14) J. W. Spengel. Beitrag zur Kenntnis der Kiemen des Amphioxus. Zool. Jahrb. An. Abt., Vol. 4, 1890.

15) E. W. McBride. The early development of Amphioxus. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. 40, 1898.

ist die primäre Eiachse gegen die spätere Körperlängsachse schräg gelagert, derart, dass der animale Pol vorne ventralwärts, der vegetative hinten dorsalwärts liegt. Dementsprechend ist der Blastoporus bei *Amphioxus* eine dorsale Bildung, während er bei *Balanoglossus* am hinteren Körperende liegt. Bei *Amphioxus* treten frühzeitig die Medullarplatte und die Chordaanlage auf und beide Bildungen haben entschiedene Beziehungen zum Blastoporus, sie gehören dem Urmundrande an, wenn wir uns, wie dies Hatschek und Cerfontaine taten, auf den Boden der sogen. Konkreszenztheorie stellen. Bei *Balanoglossus* entstehen das Kragenmark und das Chordarudiment erst spät und vom Urmundrande weit entfernt (vgl. das Schema Fig. 10). Über die Entwickelung des Kragen-

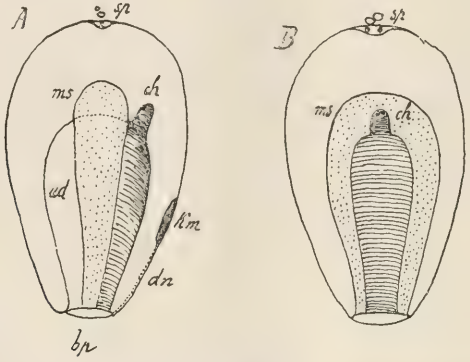


Fig. 10. Schema der Verteilung der Anlagen von *Balanoglossus* und ihrer Lagebeziehungen zum Blastoporus. Auch in diesem Schema sind, wie in Fig. 9, Bildungen vereinigt, die zeitlich auseinander liegen. Man vgl. Fig. 10 A mit Fig. 6 B. Es sind hier die einzelnen Cölomsäcke zu einer gemeinsamen Mesodermbildungszone *ms* zusammengezogen gedacht.

A Ansicht von der linken Seite, B Ansicht von der Dorsalseite. *bp* Blastoporus, *ch* Eicheldarm = Chordarudiment, *dn* Dorsalnerv, *km* Kragenmark, *ms* Mesoderm, *sp* Scheitelplatte, *ud* Urdarm.

markes von *Balanoglossus* wissen wir einiges durch die Untersuchungen von Morgan. Ebenso über die Entstehung des Chordarudimentes (Eicheldarms). Wenn die *Tornaria* sich metamorphosiert und die ersten Kiemenspalten sich anlegen, ist von der Anlage des Eicheldarmes noch nichts zu erkennen. Doch kann es keinem Zweifel unterliegen, dass er als Divertikel des Ösophagus nach vorne hervorwächst. Die Tatsache, dass Chordarudiment und Kragenmark von *Balanoglossus* keine Beziehungen zum Blastoporus aufweisen, während sie bei *Amphioxus* an diesen angeschlossen sind, ist recht auffallend. Aber wir dürfen nicht vergessen, dass beide Bildungen der Enteropneusten nur dem vordersten Abschnitt der entsprechenden Anlagen von *Amphioxus* gleichzusetzen sind. Das Kragenmark von *Balanoglossus* (*km* in Fig. 6 B und 10 A) setzt

sich nach hinten in den dorsalen, epithelialen Nervenstrang (*dn*) fort, welcher bis an den After, also bis an die Region des Blastoporus heranreicht. Auch das Chordarudiment setzt sich bei manchen Enteropneusten etwas weiter nach hinten fort. W. E. Ritter[16]) hat nachgewiesen, dass bei einem von ihm untersuchten Enteropneusten, *Harrimania maculosa*, der Eicheldarm in Zusammenhang steht mit einer durch die Kragenregion sich erstreckenden dorsalen Darmrinne, deren Epithel Chordacharakter besitzt und an welche sich Muskeln der Kragenregion inserieren (ähnliche Beobachtungen von Spengel und Morgan). Hier hat sonach die Chorda eine Tendenz, sich im Darmkanal dorsalwärts nach hinten auszudehnen. Es ist vielleicht nicht zu gewagt, wenn wir annehmen, dass bei den Enteropneusten auch im Darmkanal der Rumpfregion bis nach hinten entsprechend der dorsalen Mittellinie chordabildende Potenzen vorhanden sind (vgl. die gestrichelte Partie der Darmwand im Schema Fig. 10) oder sich doch vorbereiten und unter diesen — wie ich zugebe, recht spekulativen — Voraussetzungen wäre auch bei *Balanoglossus* sowohl der dorsale Nervenstrang, als auch die von uns als verlängert gedachte Chordaanlage an den After, also an die Blastoporusregion angeschlossen. Da das spätere Längenwachstum von *Balanoglossus* sich doch wahrscheinlich unter starker Beteiligung der zirkumanalen Region vollzieht, so könnten wir uns vorstellen, dass hier wie bei *Amphioxus* die Hinzubildung neuer Partien des dorsalen Nervenstrangs und jener Partien der Dorsalwand des Darmkanals, welche wir der Chordaanlage gleichstellen, von der Analregion, also von der Gegend des Blastoporus aus stattfindet. Freilich nur mit einer gewissen Einschränkung. Während bei *Amphioxus* ein entschieden terminales Körperwachstum vorliegt, indem hier die neugebildeten Partien der Rumpfregion vom neurenterischen Kanal, d. h. vom hinten gelegenen Blastoporusrest auswachsen, hat Morgan nachgewiesen, dass in den jüngsten auf die Metamorphose der *Tornaria* folgenden Stadien von *Balanoglossus* das Anwachsen der Rumpfregion durch interstitielles Wachstum stattfindet. Es ist nicht bekannt, ob und inwieweit in den späteren Stadien der Entwickelung von *Balanoglossus* terminales Wachstum eine Rolle spielt.

Immerhin möchten vielleicht die vorstehenden Überlegungen dazu dienen, die Differenzen, welche anscheinend zwischen der Entwickelung von *Balanoglossus* und von *Amphioxus* sich finden, einigermaßen zu überbrücken. Wenn wir an einem schematischen Querschnitte durch die hintere Körperregion einer *Tornaria* (Fig. 11 B), an welcher eben die Rumpfcölome (c^3) aus dem Enddarm hervor-

16) W. E. Ritter. Harrimania maculosa, a new genus and species of Enteropneusta from Alaska. Proc. Washington Ac. Sc., Vol. II, 1900.

sprossen, uns die Stelle notieren, an welcher im Ektoderm später der dorsale Längsnervenstrang zur Differenzierung kommt (*dn*) und wenn wir hier im Sinne der obigen Spekulationen den dorsal gelegenen Teil der Darmwand (*d*) der Chordaanlage gleichsetzen, so ergibt sich eine ziemliche Übereinstimmung mit der Anlagenverteilung im *Amphioxus*-Embryo, wie aus Fig. 11 A und B ersichtlich ist.

Mit einem Worte: die Differenzen, welche in der Entwickelung von *Balanoglossus* und *Amphioxus* vorliegen, sind nach meiner Ansicht keine prinzipiellen, sondern mehr gradueller Natur. Bei *Balanoglossus* tritt die Anlage von Chorda und Kragenmark ontogenetisch verhältnismäßig spät auf (die *Tornaria* hat ja ihr eigenes

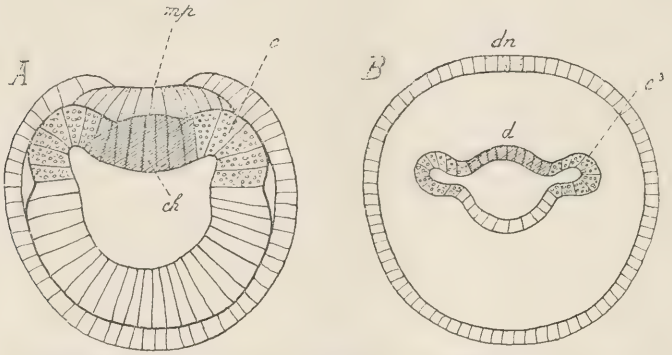


Fig. 11. A Schematischer Querschnitt durch einen *Amphioxus*-Embryo mit der Anlage des ersten Ursegmentpaares (nach Hatschek). *mp* Medullarplatte, punktiert; *c* Cölomsäcke, geringelt; *ch* Chordaanlage, gestrichelt.
B Schematischer Querschnitt durch das Hinterende einer *Tornaria* im Zeitpunkte der Entstehung des Rumpfcöloms c^3. Die Stelle, an welcher sich später der Dorsalnerv entwickelt, ist durch Punktierung gekennzeichnet (*dn*). Die dorsale Wandpartie des Enddarms (*a*), welche der Lage nach der Chordaanlage von *Amphioxus* entspricht, ist gestrichelt.

larvales Nervensystem). Die Beziehungen beider Bildungen zum Blastoporus sind mehr indirekte. Bei *Amphioxus* ist die Anlage von Medullarrohr und Chorda — dieser Fundamentalorgane des Chordoniertypus — in die frühesten Stadien der Ontogenese verlegt und diese Anlagen erscheinen an den nun dorsalwärts verlagerten Blastoporusrand angeschlossen. Man könnte vermuten, dass zwischen diesen beiden Erscheinungen (frühzeitiges Auftreten der genannten Primäranlagen und dorsale Verlagerung des Blastoporus) ein inniger, vielleicht kausaler Zusammenhang besteht. Der Blastoporusrand, als jene Region, in welcher sämtliche Keimblätter zusammenstoßen, enthält vielleicht das indifferente, bildungsfähigste Keimesmaterial. Er rückt in die Region intensivster Organbildung des Embryos. Das ist bei den Chordaten die Dorsalseite des

Keimes. Wir hätten so ein leises Verständnis dafür angebahnt, auf welche Weise aus Protaxoniern Heteraxonier hervorgegangen sind. Doch führen uns diese Überlegungen vielleicht allzuweit in spekulative Gebiete.

Die Beziehungen der *Tornaria* zur *Trochophora*, der Enteropneusten zu jenen Formen, die sich durch eine *Trochophora* entwickeln, sind meiner Ansicht nach recht entfernte. Allerdings hat die *Tornaria* eine Scheitelplatte, welche an die der *Trochophora* erinnert. Auch besitzt ein Teil ihrer Wimperreifen eine quergestellte präorale und postorale Lage und der hintere Wimperreifen der *Tornaria* ließe sich dem Paratroch der *Trochophora* vergleichen. Ferner ist die allgemeine Konfiguration des hufeisenförmig gekrümmten Darmkanals in beiden Larventypen eine ähnliche. Damit sind die Übereinstimmungen zwischen diesen Formen so ziemlich erledigt. Ihnen stehen wichtige Differenzen gegenüber. Der *Tornaria* fehlt das für die *Trochophora* charakteristische Exkretionsorgan; bei der *Tornaria* ist der Ösophagus entodermalen Ursprungs, bei der *Trochophora* finden wir ein ektodermales Stomodäum. Die Art der Bildung der Cölomsäcke ist in beiden Formen eine verschiedene. Bei der *Tornaria* geht aus dem Blastoporus nur die Afteröffnung hervor und die Mundbucht hat keine Beziehungen zum Urmund. Bei der *Trochophora* hat sowohl die Mund- als die Afteröffnung Beziehungen zum Blastoporus, da die Stomatoblasten und die „Analzelle" $2d^{22}$ dem Urmundrande angehören. Hier schließt sich bekanntlich der Blastoporus in einer von hinten nach vorne sich verlängernden ventral verlaufenden Urmundnaht. Bekanntlich hat Grobben[17]) — wie schon früher Goette[18]) — auf diese letztere Differenz eine Einteilung der Bilaterien gegründet, indem er als *Protostomia* alle jene Formen zusammenfasst, bei denen das Stomodäum Beziehungen zum Urmund aufweist, wie dies bei der *Trochophora* der Fall ist, während als *Deuterostomia* jene Bilaterien bezeichnet werden, bei denen der Urmund nur zum After Beziehungen hat und der Mund vom Blastoporus entfernt angelegt wird. Zu letzteren gehören die Chaetognathen, die Enteropneusten, die Echinodermen und die Chordaten. Ich halte diese Aufstellung für durchaus berechtigt, und schon aus diesem Grunde erscheinen mir die Beziehungen der Enteropneusten zu den *Trochophora*-Tieren recht entfernte. Überhaupt muss man aussprechen, dass durch die neuere Cell-lineage-Forschung der *Trochophora*-Typus als ein so wohl charakterisierter und scharf abge-

17) Grobben, C. Die systematische Einteilung des Tierreiches. Verh. Zool botan. Gesellsch. Wien. 1908 und Claus-Grobben, Lehrbuch der Zoologie. 2. Aufl., 1909.

18) Goette, A. Lehrbuch der Zoologie 1902, S. 123.

schlossener erkannt wurde, dass man ihm nur mit Vorsicht andere Formen wird anreihen dürfen, bei denen von diesem typischen Furchungsbilde nichts zu erkennen ist.

Zum Schluss noch ein paar Worte über anscheinende Ctenophoren-Ähnlichkeiten in der Entwickelung der *Tornaria*. Es besteht ja seit längerer Zeit bei vielen Zoologen eine gewisse Neigung, die hypothetischen Stammformen der Bilaterien zu Ctenophorenähnlichen Wesen in Beziehung zu setzen. Dieser Neigung wurde durch das auffallende Hervortreten vierstrahliger Radiärsymmetrie an den Furchungsbildern der *Trochophora*-Tiere neue Nahrung zugeführt. Was die *Tornaria* anbelangt, so könnte man darauf hinweisen, dass sowohl die präorale als auch die postorale Wimperschnur mit ihren longitudinal verlaufenden Abschnitten nach vorne bis an die Scheitelplatte heranreichen[19]). Man könnte sagen, dass von der Scheitelplatte in radiärer Richtung vier Wimperstreifen ausgehen, von denen die beiden ventralen sich vor dem Munde, die beiden dorsalen hinter dem Munde vereinigen. Ferner sei daran erinnert, dass jene muskulöse Verbindung, welche sich zwischen der Scheitelplatte und der Wassergefäßblase der *Tornaria* ausdehnt und als Retraktor der Scheitelplatte fungiert, im Embryo als ein hohler Fortsatz der Wassergefäßblase angelegt wird. Dieser Fortsatz, welchen ich als Scheitelfortsatz der Wassergefäßblase bezeichnet habe und welcher sich auch, wie erwähnt, in der *Comatula*-Larve vorfindet, erinnert durch seine Beziehungen zur Scheitelplatte einigermaßen an das Trichtergefäß der Ctenophoren.

Über organoide Gallen.

Von **Ernst Küster** in Kiel.

In der Lehre von den Geschwülsten des menschlichen Körpers unterscheidet man zwischen organoiden und histioiden Bildungen.

Eine ähnliche Unterscheidung wird, wie ich glaube, auch den Gallen der Pflanzen gegenüber zweckmäßig sein, die — ungeachtet aller Unterschiede[1]) — in mehr als einer Beziehung mit den Geschwülsten tierischer Organismen verglichen werden dürfen.

Ich will versuchen, die Kennzeichen der „organoiden" Gallen im folgenden auseinanderzusetzen; vielleicht bewährt sich die vorgeschlagene Einteilung als Grundlage für ein „natürliches" System der Gallen. —

Bei der zusammenfassenden Besprechung der Gallen nach anatomischen Gesichtspunkten, die ich vor einigen Jahren gegeben

19) Vgl. Morgan. Journ. Morph., Vol. V, Pl. XXIV, Fig. 2, 4 u. 7.

1) Vgl. Küster, E., Vergleichende Betrachtungen über die abnormalen Gewebe der Tiere und Pflanzen (Münch. mediz. Wochenschr. 1904, Nr. 46).

habe[2]), fiel mir naturgemäß nur die Aufgabe zu, diejenigen Gallen ausführlich zu behandeln, die sich in erster Linie durch anatomische Kennzeichen von den normalen Anteilen des gallentragenden Organismus unterscheiden und als Gebilde eigener Art legitimieren. Bei einer überaus großen Anzahl von Gallen handelt es sich in der Tat vorzugsweise um Produktion abnormaler Gewebsformen: die von der Untersuchung der entsprechenden normalen Organe her bekannten Gewebsschichten erscheinen hinsichtlich der Qualität ihrer Zellen verändert, oder die Mächtigkeit des Gewebes erweist sich mehr oder weniger gefördert. Alle Erineumbildungen, alle Beutelgallen, alle Mark- und Umwallungsgallen, die von Erregern verschiedenster Art hervorgerufenen Stengelknoten krautiger und holziger Gewächse, die von Uredineen oder anderen Pilzen oder von Insekten veranlassten Blattschwellungen u. v. a. m. liefern Beispiele für Gallen, bei welchen es sich nicht um Produktion abnormaler Organe, sondern um die Bildung mehr oder minder gut gekennzeichneter abnormer Gewebe handelt. Eben aus diesem Grunde möchte ich alle Gallen dieser Art als histioide Gallen bezeichnen.

Ihnen steht eine andere, vielleicht nicht kleinere Schar von Gallen gegenüber, bei welchen die Produktion abnormaler Organe vor allem die Aufmerksamkeit des Forschers auf sich lenkt, — gleichviel ob Organe, die wir an entsprechenden normalen Pflanzen zu sehen gewöhnt sind, in abnormalen Formen zur Entwickelung kommen, oder ob Organe, die den normalen Pflanzenteilen fehlen, unter dem Einfluss der gallenbildenden Parasiten entstanden sind. Die Gallen dieser zweiten Art möchte ich als organoide zusammenfassen. —

Die organoiden Gallen, die sich als Gruppe zusammengehöriger Erscheinungen vielfach mit den von Kerner[3]) als „Klunkern" bezeichneten Bildungen decken, zeigen, wie bereits angedeutet wurde, unter sich mancherlei wichtige, prinzipielle Unterschiede.

a) Zu einer einheitlichen Gruppe ließen sich zunächst diejenigen Gallen zusammenfassen, bei welchen Organe, die wir am normalen Vergleichsmaterial wahrnehmen, in veränderter Gestalt erscheinen: *Copium Teucrii* verwandelt die Korolle von *Teucrium montanum* in große weitbauchige Venen, die nur an ihrer Spitze und mit fünf kleinen, ungleichförmigen Zipfelchen noch die Zygomorphie der normalen Krone andeuten. Ähnliche Veränderungen rufen andere Parasiten an anderen Labiaten sowie an Papilionaceen hervor. *Livia juncorum* verändert sehr charakteristisch die Blätter von *Juncus lamprocarpus* und anderen *Juncus*-Arten: Die Scheidenteile

2) Pathologische Pflanzenanatomie. G. Fischer, Jena 1903.
3) Kerner, Pflanzenleben, Bd. II, p. 538.

der Blätter werden außerordentlich groß, die Spreitenteile bleiben klein oder verkümmern vollständig[4]). Aus den hinfälligen Nebenblättern werden bei *Populus tremula* unter dem Einfluss von *Eriophyes dispar* stattliche Laubblätter, so dass immer drei Laubblätter annähernd gleicher Größe an den infizierten Trieben sich nebeneinander auf gleicher Höhe zeigen[5]). Zahlreiche Pilze rufen organoide Gallen hervor, indem sie z. B. aus Staubblättern oder Fruchtblättern Blumenblätter machen[6]), und dieselben Leistungen kennzeichnen die Blütengallen vieler Eriophyiden.

b) Eine zweite Gruppe von Gallen wird durch Neubildung von Organen gekennzeichnet: unter dem Einfluss von Pilzen, Milben oder Insekten entstehen Wurzeln, Sprosse, Blätter, Geschlechtsorgane an Stellen, wo sie unter normalen Verhältnissen nicht auftreten. Allbekannt sind die Gallen der *Cecidomyia poae*: an den Knoten des Halmes von *Poa silvestris* entstehen nach Infektion durch die genannte Fliege zahlreiche feine Würzelchen[7]). Adventivsprosse entstehen z. B. in den weiblichen Blüten der Weiden, wenn ihre Infloreszenzen sich zur Bildung sogen. „Wirrzöpfe" anschicken[8]). Viele Gallmilben und Parasiten anderer Art rufen „Durchwachsungen" von Blüten hervor, an die hier ebenfalls zu erinnern ist. Auf vegetativen Organen entstehen ebenfalls oft Adventivsprosse: Giesenhagen hat „hexenbesen"-ähnliche Sprosse beschrieben, die auf den Blättern von *Pteris quadriaurita* nach Besiedelung durch *Taphrina Laurencia* entstehen[9]). Auch die „Bedeguare" unserer einheimischen Rosen dürfen hier genannt werden, falls man mit Beyerinck[10]) in ihren langen, gefiederten, drüsentragenden Zotten Blätter sehen will. Kleine gestauchte Sprosse lässt *Eriophyes fraxini* auf den Blättern von *Fraxinus Ornus* entstehen[11]). Atypisches Auftreten von Blättern beobachtete Peyritsch[12]) bei *Arabis*, deren

4) Buchenau (Abhandl. d. naturwiss. Ver. zu Bremen, Bd. II, 1870, p. 390).

5) Küster, E., Zur Morphologie der von *Eriophyes dispar* erzeugten Galle (*Marcellia* Vol. III. 1904, p. 60).

6) Vgl. Molliard, M., *Cecidies florales* (Ann. d. Sc. nat., Bot., sér. VIII, t. I, p. 67).

7) Vgl. Beyerinck, Die Gallen von *Cecidomyia Poae* an *Poa nemoralis*; Entstehung normaler Wurzeln infolge der Wirkung eines Gallentieres (Bot. Zeitg., Bd. XLIII, 1885, p. 321).

8) Vgl. z. B. Küster, Notiz über die Wirrzöpfe der Weiden (Naturwiss. Zeitschr. f. Land- u. Forstwirtsch., Jahrg. III, 1905, p. 124).

9) Giesenhagen, K., Über Hexenbesen an tropischen Farnen (Flora 1892, Bd. LXXVI, p. 130).

10) Beyerinck, Beobachtungen über die ersten Entwickelungsphasen einiger Cynipidengallen. Amsterdam 1882.

11) Küster, E, Über zwei organoide Gallen: Die Wiederholung blattrandiger Strukturen auf Blattspreiten (*Marcellia* Vol. V, 1906, p. 44).

12) Peyritsch, Zur Ätiologie der Chloranthien einiger *Arabis*-Arten (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XIII, 1882).

Infloreszenzen nach Infektion durch Aphiden abnormerweise mit Stützblättern ausgestattet erscheinen. Vermehrung der Blattkreise in Blüten und deren Füllung bedingen Eriophyiden und andere Parasiten. „Enation" von kleinen Blättern auf den normalen großen Laubblättern veranlasst z. B. der bereits erwähnte *Eriophyes fraxini*. Schließlich sei noch auf die oft beschriebene Bildung von Staubblättern in weiblichen, von *Ustilago antherarum* infizierten Blüten der weißen Lichtnelke (*Lychnis vespertina*) hingewiesen[13]).

c) Als dritte Gruppe von Erscheinungen möchte ich die Blattstauungen und die Bildung von Hexenbesen zusammenstellen. Blattstauungen sind von den Gallen der *Rhabdophaga rosaria* auf Weiden her bekannt; ähnliche Schöpfe erzeugen *Perrisia capitigena* an Euphorbien u. m. a. Auch die seltsame Galle der *Lonchaea lasiophthalma* an *Cynodon dactylon* wäre hier einzureihen.

Was die Hexenbesen betrifft, so dürfte es sich vielleicht empfehlen, diesen Terminus für die aus normalen Knospen hervorgehenden, durch abnorm dichte Verzweigung gekennzeichneten Gebilde zu reservieren und vergleichbare Gebilde, die aus Adventivknospen sich herleiten[14]), von jenen getrennt zu halten. Hexenbesen entstehen bekanntlich unter der Einwirkung von Uredineen, Exoascaceen oder Milben[15]); ihren charakteristischen Habitus bekommen sie dadurch, dass mehr oder minder zahlreiche Knospen, die an entsprechenden normalen Sprossstücken sich nicht entwickelt hätten, an ihnen zur Entwickelung kommen. —

Die weitaus meisten Gestaltungsprozesse, durch welche organoide Gallen zustande kommen, werden sich in einer dieser Gruppen unterbringen lassen. —

Dass die Einteilung der Gallen in organoide und histioide eine scharfe Gruppierung und Trennung ermögliche, darf nicht erwartet werden, — schon deswegen nicht, weil auch in den Gebilden, welche die organoiden Gallen aufbauen, abnormale Gewebe angetroffen werden. Auf die anatomische Struktur der organoiden Gallen will ich hier nicht näher eingehen; sie gleichen unter dem Mikroskop entweder den entsprechenden normalen Teilen in allen wesentlichen Punkten, oder unterscheiden sich von ihnen durch besonders einfachen Gewebebau, durch unvollkommene Gewebsdifferenzierung

---

13) Strasburger, E., Versuche mit diözischen Pflanzen in Rücksicht auf Geschlechtsverteilung (Biolog. Centralbl., Bd. XX, 1900, p. 657).

14) Vgl. Giesenhagen, a. a. O.

15) Vgl. Solereder, H., Über Hexenbesen auf *Quercus rubra* L. nebst einer Zusammenstellung der auf Holzpflanzen beobachteten Hexenbesen (Naturw. Zeitschr. f. Land- u. Forstwirtsch. 1905, p. 17).

und andere Eigentümlichkeiten, welche sie als Hypoplasien nach der von mir empfohlenen Nomenklatur[16]) kennzeichnen.

Ich habe früher (1903, a. a. O. p. 191ff.) vorgeschlagen, die histioiden Gallen einzuteilen in kataplasmatische und prosoplasmatische. Als kataplasmatische wollte ich diejenigen bezeichnen, welche in ihrer histologischen Struktur außerordentlich einfach sind, wenig oder gar keine Gewebedifferenzierung erkennen lassen und insofern ähnliche histologische Kennzeichen an sich haben wie die Hypoplasien oder Hemmungsbildungen; es fehlen ihnen ferner bestimmte Formen- und Größenverhältnisse, die etwa die von einer Pilz- oder Insektenspezies erzeugten Gallenexemplare charakterisieren könnten. Die prosoplasmatischen Gallen sind in ihrer Anatomie von den Hypoplasien durchaus verschieden; sie zeigen oft sehr weitgehende Gewebedifferenzierungen, welche die ihres normalen Mutterorganes an Kompliziertheit oft weit übertreffen und nicht selten durchaus neuartigen Gewebscharakter bedingen; Form und Größe sind bei ihnen stets konstant und bei den Produkten verschiedener Parasiten spezifisch unterschieden, so dass es leicht ist, viele Hunderte von Gallenerregern nach Gestalt und Größe ihres Gallenproduktes zu bestimmen[17]).

Ein Vergleich der histioiden Gallen mit abnormen Gewebeproduktionen anderer Art ergab, dass die kataplasmatischen Gallen, die von vielen Milben, Hemipteren und insbesondere von Pilzen erzeugt werden, den Wundgeweben in allen wesentlichen Punkten durchaus gleichen — dem Kallus sowohl wie dem Wundholz; die prosoplasmatischen Gallen dagegen, die von Milben, Dipteren, Hemipteren und insbesondere von den Hymenopteren erzeugt werden, stellen durch ihre soeben angeführten Eigentümlichkeiten Gebilde sui generis dar, welchen die vergleichende Pflanzenpathologie nichts Ähnliches an die Seite zu stellen hat.

---

16) A. a. O. 1903, p. 21. Über Hexenbesen und Wirrzöpfe vgl. ebendort p. 209. — Auf einen wichtigen Unterschied zwischen vielen organoiden Gallen tierischer und pflanzlicher Provenienz hat Peyritsch bereits aufmerksam gemacht; vgl. seine Abhandlung „Über Plazentarsprosse“ (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl. 1878, Abt. I, Sep.-A. p. 17).

17) Die Einteilung in kata- und prosoplasmatische Gallen war zunächst für Gallenhyperplasien ins Auge gefasst, d. h. für solche Gallen, welche durch Zellenvermehrung zustande kommen. Auch diejenigen Gallen, bei welchen nur Zellenwachstum ohne Teilung — Hypertrophie — im Spiele ist, würden sich im allgemeinen ohne Zwang in die gleichen Gruppen unterbringen lassen: die Blasengalle von *Viburnum*, die Fenstergalle des Ahorns wären unbedingt den prosoplasmatischen Gallen zuzurechnen; die Erineumgallen gleichen diesen ebenfalls durch die eigenartige und spezifische Form ihrer Zellen, unterscheiden sich aber von den prosoplasmatischen Gallen durch die wechselnde Ausdehnung, in der sich die Erineumrasen auf den infizierten Ahorn-, Linden- und anderen Blättern zeigen.

Nachdem ich vorgeschlagen habe, den kata- und prosoplasmatischen Gallen als weitere Hauptgruppe die organoiden Gallen anzureihen, wäre auch für diese der Vergleich mit abnormalen Bildungen anderer Art zu fordern. —

Es stellt sich bei einem Vergleich dieser Art bald heraus, dass die organoiden Gallen keinesfalls als Gebilde sui generis anzusprechen sind, dass vielmehr alle Arten der Organumbildung auch unabhängig von Parasiten an Pflanzen der verschiedensten Art auftreten und sogar im Experiment willkürlich hervorgerufen werden können.

Die Verlaubung der Nebenblätter von *Sambucus nigra*, die man an Stockausschlägen beobachtet hat[18]), entspricht durchaus der Verwandlung der Stipulae in Laubblätter, welche eine Gallmilbe — wie wir oben schon sahen — an *Populus tremula* hervorruft. Bei den Formabweichungen, die wir in diesem und bei ähnlichen Fällen an den Organen der Stockausschläge wahrnehmen, werden wir abnorme Ernährung — vermutlich Vermehrung der den Organen zufließenden Nährstoffe — für die atypische Gestaltung verantwortlich machen dürfen.

Ähnliche Ernährungsänderungen liegen höchstwahrscheinlich den „Ascidien" zugrunde, welche die teratologische Literatur für zahlreiche krautige und Holzgewächse anführt; mit Interesse hören wir, dass Montemartini bei *Saxifraga crassifolia* Ascidienbildung durch künstliche Impfung mit Milben erzielen konnte[19]).

Bei den willkürlichen Entwickelungsänderungen, über welche Klebs berichtet — insbesondere interessieren uns hier die bei *Sempervivum* erzielten Blütenabnormitäten[20]) —, sind in letzter Instanz ebenfalls Änderungen in der Ernährung, welchen das Versuchsexemplar unterworfen war, die wirksamen Faktoren gewesen.

Mit Blütenabnormitäten, welche nach vorübergehender Störung der normalen Ernährungsvorgänge durch Frost entstanden, hat Mottareale bekannt gemacht[21]).

Bei anderen organoiden Abnormitäten, welche mit den Organumbildungen oder -Neubildungen in organoiden Gallen verglichen

---

18) Vgl. Göbel, Organographie. Bd. I, Jena 1898, p. 164. Daselbst Literaturangaben und Schilderung ähnlicher Fälle.

19) Montemartini, Sull' origine degli ascidi anomali nelle foglie di *Saxifraga crassifolia* (Atti Ist. botan. Pavia [2], Vol. X, p. 14).

20) Klebs, Über künstliche Metamorphosen (Abhandl. Naturforsch. Gesellsch. zu Halle, Bd. XXV, 1906), Über Variationen der Blüten (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLII, 1905, p. 155). Vgl. auch von demselben Autor: Willkürliche Entwickelungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903.

21) Mottareale, G., Gelate e fenomeni cleistogami e teratologici nel *Solanum Melongena* e nel *Capsicum annuum* e *C. grossum*; Portici 1904 (vgl. Botan. Jahresber. 1904, p. 828).

werden dürfen, handelt es sich um die Effekte lokal wirkender Eingriffe, die deswegen besondere Beachtung beanspruchen, weil ja auch die Gallen jederzeit Reaktionen auf lokale Angriffe und Reizungen darstellen.

Ich erinnere zunächst an die bekannten Experimente Göbel's, der an den Zweigen von *Prunus padus* durch Entgipfelung und Entblätterung Organumbildungen hervorrufen konnte: wo Knospenschuppen zu erwarten waren, entstanden Laubblätter[22]).

Sehr mannigfaltig sind die Einwirkungen, welche nach Blaringhem Verwundung auf die Ausbildung der Organe haben kann: es können statt eingeschlechtlicher Blüten hermaphrodite entstehen, die Zahl der Blütenteile kann vermehrt werden, es können ascidienartige Blätter (*Trifolium pratense*), röhrenförmige Randblüten statt zungenförmiger (*Leucanthemum vulgare*) erzeugt werden, es können Fasziationen entstehen[23]) u. a. m. Life sah an *Ambrosia artemisiifolia* die Blüten vergrünen und führt die Erscheinung auf Entgipfelung der Pflanzen zurück[24]). Prolifikationen an Blüten von *Senecio Jacobaea* und *Matricaria inodora* führt Molliard auf Verwundung zurück[25]). Pandiani beschreibt die Bildung steriler Scheibenblüten und atypischer Involukralbrakteen in den Köpfchen von *Bellis perennis* als Folge von Verwundung[26]); ob es sich bei diesen Befunden um Umbildung von Organen oder adventive Neubildung handelt, muss dahingestellt bleiben. Alle hier angeführten Gestaltungsvorgänge erinnern durchaus an die von den organoiden Gallen her bekannten Phänomene.

Dass die Bildung von Adventivsprossen und Adventivwurzeln ebenso wie durch den Gallenreiz an sehr zahlreichen Objekten auch durch Verwundung hervorgerufen werden kann, ist allbekannt und bedarf keiner weiteren Erwähnung. —

Die letzte Reihe von Beispielen, die ich hier anführen will, nähert sich den Gallen insofern wieder, als es sich bei den nach-

---

22) Göbel, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Blätter (Botan. Zeitg. 1882, Bd. XL, p. 353). Vgl. auch von demselben Autor: Über künstliche Ergrünung der Sporophylle von *Onoclea Struthiopteris* (Ber. d. D. Bot. Gesellsch. 1887, Bd. V, p. LXIX).

23) Von den zahlreichen Arbeiten Blaringhem's vgl. z. B.: Anomalies héréditaires provoquées par des traumatismes (C. R. Acad. Sc. Paris 1905, T. CXL, p. 378), Action des traumatismes sur les plantes ligneuses (C. R. Soc. Biol., Bd. LVIII, 1905, p. 945), Production par traumatisme d'anomalies florales dont certaines sont héréditaires (Bull. Mus. d'hist. nat. Paris 1904, p. 399).

24) Life, A. C., An abnormal Ambrosia (Botan. Gaz. 1904, Vol. XXXVIII, p. 383).

25) Molliard, M., Teratologie et traumatisme (Rev. gén. de Bot. 1903, Bd. XV).

26) Pandiani, A., Note di Teratologia vegetale (Atti, Soc. Lig. Sc. nat. 1904, Vol. XV, p. 168; vgl. Botan. Jahresber. 1904, p. 829).

folgend aufgezählten Fällen um organoide Umbildungen handelt, die von Pilzen oder Tieren hervorgerufen werden.

Molliard hat beobachtet, dass eine Reihe von Pflanzen gefüllte Blüten entwickeln, wenn ihre Wurzeln durch Parasiten geschädigt werden[27]). Bei *Scabiosa columbaria* sind es Älchen, welche die erforderliche Schädigung an den Wurzeln zuwege bringen (*Heterodera radicicola*) und fern von der Infektionsstelle gefüllte Blüten entstehen lassen; bei *Primula officinalis* ist ein *Dematium*-ähnlicher Pilz in gleicher Weise wirksam, bei *Saponaria officinalis* ein *Fusarium*.

Derselbe Forscher berichtete ferner von Vergrünung und Proliferationen der Blüten — morphologischen Veränderungen, die bei den organoiden Gallen eine Hauptrolle spielen —, wenn fern von den Blüten und Blütenständen tierische Parasiten die Stengel hohl fressen[28]). Bei *Trifolium pratense* ist es *Hylastinus obscurus*, bei *Melilotus orvensis Apion Trifolii*, bei *Senecio Jacobaea* ein *Lixus*, welche die geschilderten Blütenanomalien hervorrufen. Ähnliches beobachtete Rippa[29]) am Kohlraps: oberhalb einer von Larven ausgehöhlten Stelle im Mark der Blütenstandachsen war Vergrünung und Kladomanie aufgetreten, unterhalb der Schädigungsstelle waren die Blüten normal. Massalongo[30]) beobachtete bei *Picris hieracioides* hexenbesenartige Bildungen und Anomalien in der Blütenbildung, wenn die Larve eines Curculioniden Stengel oder Wurzel gehöhlt hatte[31]). —

Es kann sich hier nicht darum handeln, alle in der Literatur niedergelegten einschlägigen Beobachtungen vollständig zusammenzutragen, die beschränkte Zahl der hier angeführten Beispiele wird zur Genüge zeigen, dass es sich bei den Organumbildungen und -Neubildungen, welche die organoiden Gallen kennzeichnen, nicht

27) Molliard, M., Fleurs doubles et parasitisme (C. R. Acad. Sc. Paris 1901, T. CXXXIII, p. 548).

28) Molliard, M., Virescences et proliférations florales produites par des parasites agissant à distance (C. R. Acad. Sc. Paris 1904, T. CXXXIX, p. 930).

29) Rippa, G., Studii su di un caso di cloranzia dovuto a parassitismo (Boll. Orto bot. di Napoli Vol. II, fasc. 1, 1904, p. 101).

30) Massalongo, Scopazzi di natura parasitaria osservati su piante di Picris hieracioides (Boll. soc. bot. ital. 1903, p. 154).

31) Es hängt von der Definition, die man von dem Begriff der „Galle" geben will, ab, ob man die hier geschilderten Bildungsanomalien noch als Gallen bezeichnen will und darf — oder nicht. Nach meiner Auffassung bleiben die in Rede stehenden Gebilde besser außerhalb der als Gallen zusammengefassten Abnormitäten. Gleich den von mir früher erwähnten Fällen (Pathol. Pflanzenanatomie 1903, p. 190) scheinen sie mir die Auffassung zu stützen, dass die von Thomas (Zur Kenntnis der Milbengallen und Gallenmilben etc., Zeitschr. f. ges. Naturwiss. 1873, Bd. XLII, p. 513) gegebene Definition nicht immer ausreicht. Ich verweise auf die von mir a. a. O. p. 190 gegebene Definition.

um Wirkungsweisen besonderer Art handelt, die nur von den betreffenden Gallenerregern ausgehen, sondern dass dieselben und ganz ähnliche Effekte von Ernährungsstörungen verschiedenster Art — allgemeinen und lokalen — ausgehen können. Ist das erwiesen, so werden wir zu der Annahme geführt, dass auch die organoiden Gallen lediglich die Produkte lokaler Ernährungsstörungen darstellen, und dass bei ihrer Entstehung Giftstoffe von spezifischer Zusammensetzung und spezifischer Wirkung, wie sie insbesondere bei der Entstehung der prosoplasmatischen Gallen wirksam sein dürften[32]), nicht im Spiele sind. Ich glaube, dass in diesem Sinne die organoiden Gallen auch eine ätiologisch gut gekennzeichnete Gruppe darstellen.

* *
*

Schon vorhin war davon die Rede, dass die prosoplasmatischen Gallen durch ihre spezifische Struktur und durch die beachtenswerte Konstanz ihrer Formen- und Größenverhältnisse sich von den kataplasmatischen Gallenprodukten unterscheiden. Bei den organoiden Gallen liegen die Dinge wesentlich anders und für viele von ihnen muss der Mangel an spezifischer Gestaltung, die Inkonstanz der bei ihrer Bildung sich kombinierenden Gestaltungsprozesse geradezu als wesentliche Eigentümlichkeit in Rechnung gezogen werden. Einige Beispiele sollen das Gesagte erläutern.

Bei den Wirrzöpfen der Weiden ist die Wirkung der Gallenbildner auf das Gynaeceum der Wirtspflanze außerordentlich verschieden: die Verlaubung des Fruchtknotens kann die verschiedensten Grade erreichen, die Bildung von Adventivsprossen neben und in dem Fruchtknoten in den mannigfaltigsten Kombinationen erfolgen. Bemächtigen sich die Gallenerreger einer vegetativen Sprossspitze, so verändern sie an diesen die Art der Blattstellung, veranlassen abnormale Verbreiterung und Drehungen der Achsenteile, geben den bei normaler Entwickelung ganz unscheinbaren Nebenblättern laubblattartige Formen u. s. w. Wie Tubeuf gezeigt hat[33]), können dieselben Parasiten an denselben Wirten auch histioide Missbildungen hervorrufen.

Bei den Vergrünungen korollentragender Blüten sind an den Blüten ein und desselben Blütenstandes sehr häufig die auffallendsten Unterschiede wahrzunehmen: man findet „schwache“ Vergrünungen neben „starken“ und oft genug kombiniert sich Phyllodie und Petalodie mit Durchwachsungen verschiedener Art. Ich erwähne insbesondere die an verschiedenen *Trifolium*-Arten (*Tr. repens*, *Tr.*

32) Vgl. Beyerinck, 1882, a. a. O.

33) Tubeuf, Wirrzöpfe und Holzkröpfe der Weiden (Naturwiss. Zeitschr. f. Land- u. Forstwirtsch., Jahrg. II, Nr. 8).

hybridum u. a.) auftretenden, durch Gallmilben verursachten Chloranthien oder die durch *Eriophyes Rechingeri* veranlassten Vergrünungen und Proliferationen bei *Crepis biennis*; ich verweise im übrigen auf die Arbeiten Peyritsch's, die über zahlreiche weitere Beispiele für die Formenmannigfaltigkeit sehr vieler organoider Gallen berichten[34]).

Überall handelt es sich in diesen und zahlreichen anderen Fällen um dieselbe Mannigfaltigkeit und Inkonstanz, die bei analogen Monstrositäten nichtparasitären Charakters[35]) anzutreffen sind.

Über die Ursachen der morphologischen Mannigfaltigkeit lassen sich nur Vermutungen äußern. Höchstwahrscheinlich spielt der Grad der Infektion eine große Rolle; bei schwacher Infektion sind die Missbildungen den entsprechenden normalen Teilen noch nicht so unähnlich wie nach starker Infektion. Außerdem werden gewiss aber auch lokale Unterschiede im Ernährungszustand des infizierten Pflanzenexemplares — die ihrerseits meist durch irgendwelche äußere Faktoren bedingt sein werden — eine bedeutsame Rolle spielen und die Reaktionsfähigkeit und „Disposition" der einzelnen Teile einer Infloreszenz u. s. w. stark beeinflussen. Diese und viele andere Fragen machen eine Wiederaufnahme und Fortführung der von Peyritsch angestellten Versuche sehr wünschenswert. Ob dieser Autor übrigens mit seiner ätiologischen Erklärung der *Arabis*-Chloranthien im einzelnen das richtige getroffen hat, scheint mir — wie schon aus dem oben Gesagten hervorgehen dürfte — nicht sicher[36]).

* * *

Weiterhin möchte ich noch auf einen wichtigen Punkt hinweisen, der mir zur Charakterisierung der organoiden Gallen beizutragen

---

34) Vgl. z. B. Peyritsch, J., Über Plazentarsprosse (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Math. naturw. Kl., I. Abt., 1878.

35) Vgl. Klebs, a. a. O., 1903 und 1906. Über die Vergrünung von *Stellaria media* vgl. Peyritsch, Zur Ätiologie der Chloranthien einiger *Arabis*-Arten (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XIII).

36) Peyritsch (Zur Ätiologie der Chloranthien einiger *Arabis*-Arten a. a. O., S.-A. p. 21) sagt bei Besprechung der durch Aphiden verursachten Vergrünungen: „Die Larven hängen an der Pflanze, vorwiegend an den jugendlichen Teilen, sie bewirken die Missstaltungen des Blütenstiels, diese treten ohne Zweifel infolge von Verletzungen auf, welche ihm die kleinen Tiere zufügen; wahrscheinlich sondern sie ein Sekret ab, das von der Pflanze aufgenommen wird und spezifisch wirkt. Es wird nun im allgemeinen ganz von der Natur des von der Pflanze absorbierten Sekretes abhängen, welche Form der betreffende Pflanzenteil durch die eingetretene Störung in der Entwickelung annimmt. Da nun verschiedene Tiere gewiss nicht gleiche Sekrete absondern, so ist es begreiflich, dass Bildungsabweichungen und speziell Chloranthien ganz heterogener Natur — wie beispielsweise die von mir an *Arabis alpina* beobachteten — an einer und derselben Art durch verschiedene Tiere

scheint und ebenso wie der soeben erörterte die organoiden Gallen in Gegensatz zu den prosoplasmatischen bringt.

Man hat so viel von den „zweckmäßigen" Einrichtungen, welche an den Gallen wahrgenommen werden können, gesprochen. Man hat auf die komplizierte Struktur gewisser prosoplasmatischer Gallen, insbesondere der von Cynipiden erzeugten, hingewiesen und theoretische Betrachtungen an den merkwürdigen Fall angeschlossen, dass mit den Gallen von den pflanzlichen Organismen Gebilde geschaffen werden, welche nicht für den sie produzierenden Organismus der Wirtspflanzen „zweckmäßig" funktionieren, sondern für ein fremdes Lebewesen in diesem Sinne wirken[37]).

In der Tat wird sich zumal bei den Cynipidengallen und manchen anderen nicht bestreiten oder widerlegen lassen, dass die im Gallengewebe liegende „Hartschicht" als mechanischer Schutz für die tierischen Bewohner der Galle wertvoll werden kann und die Lokalisation großer Eiweiß- und Stärkemengen auf bestimmte Gewebslagen dem Nahrung suchenden Tier willkommen und förderlich sein muss.

Immerhin möchte ich empfehlen, die Zweckmäßigkeit im Bau der Gallen nicht allzuhoch einzuschätzen und insbesondere nicht von allen und jeden Struktureigentümlichkeiten einer Galle vorauszusetzen, dass sie für deren Erzeuger „zweckmäßig" wirken müsste. Zumal bei Betrachtung der kataplasmatischen Gallen wird uns die Vermutung nahegelegt, dass viele Eigenschaften und vielleicht gerade manche der für die Galle besonders charakteristischen für Entwickelung und Gedeihen der gallenerzeugenden Parasiten völlig belanglos — weder nützlich noch schädlich sind. Auch wäre es recht gut vorstellbar, dass gar viele Gallenerzeuger sich auf der Wirtspflanze ebensogut ohne Gallenproduktion seitens der letzteren entwickeln würden, wenn aus irgendeinem Grunde der gallenerzeugende Reiz von dem Parasiten nicht ausgehen könnte oder das Pflanzengewebe auf diesen nicht mit der im allgemeinen eintretenden Gewebewucherung reagieren könnte. In der Tat hat Molliard unlängst mitgeteilt, dass ein gallenerzeugender Käfer — wohl ein *Dorytomus* — sich auf den männlichen Infloreszenzen von *Salix caprea* ebensogut entwickelt, wenn die für ihn charakteristische Gallenbildung ausbleibt, wie wenn diese eintritt[38]). Solche

verursacht werden können." Der Vergleich der organoiden Gallen und den höchst mannigfaltigen nicht-parasitären Missbildungen (vgl. besonders Klebs, s. o.) führt mich zu der Meinung, dass wir gerade bei den organoiden Gallen ohne die Annahme spezifischer wirkender Gallengiftstoffe auskommen können.

37) Vgl. z. B. Guttenberg, H. v., Beiträge zur physiologischen Anatomie der Pilzgallen. Leipzig 1905.

38) Molliard, M., Une coléoptérocécidie nouvelle sur *Salix caprea*, type de cécidies facultatives (Rev. gèn. de Bot. T. XVI, 1904, p. 91).

„fakultative“ Gallen — der Terminus stammt von Molliard — sind weiterhin bereits von einem anderen Käfer (*Apion semivittatum*), der auf *Mercurialis annua* lebt, bekannt[39]), und es lässt sich annehmen, dass unsere Kenntnis von dem „fakultativen“ Charakter mancher Gallen schon jetzt sehr viel mehr Beispiele für die uns hier interessierende Wirkungsweise der Gallenerzeuger anzuführen gestatten würde, wenn nicht ihr Auffinden und Erkennen leicht erklärlichen Schwierigkeiten begegnen müsste.

Wir wenden uns wieder den organoiden Gallen zu und werden bei vorurteilsfreier Beleuchtung ihrer Struktureigentümlichkeiten zugeben müssen, dass die bei vielen prosoplasmatischen Gallen so einleuchtende teleologische Erklärung ihrer Struktureigentümlichkeiten den organoiden Gallen gegenüber nicht am Platze ist. Die *Exoascus*-Arten gewinnen offenbar nichts dadurch, dass die von ihnen infizierten Knospen zu Hexenbesen auswachsen; die Vergrünung der Blüten kann den in ihnen wuchernden Pilzen keinen ersichtlichen Nutzen bringen und dasselbe gilt für die von vielen Tieren erzeugten organoiden Umbildungen, auf die ich hier nicht noch einmal im einzelnen eingehen will. Mit der Erklärung, dass bei vielen organoiden Gallen zwischen den dichtgedrängten Blättchen oder gestauchten Adventivsprossen eine große Menge feinster Schlupfwinkel zustande kommt, die den Milben etc. nützlich werden können, dürfen wir uns schon deswegen nicht zufrieden geben, weil dieselben Hohlräume und Zwischenräume auch bei den von Pilzen erzeugten Gallen entstehen, deren Mycel von jenen keinen Profit gewinnen kann.

Die große Übereinstimmung zwischen den von Pilzen und den von Tieren erzeugten organoiden Gallen gehört ebenfalls zu den Punkten, in welchen die organoiden Gallen den kataplasmatischen nahe stehen.

* * *

Schließlich wäre auch noch die Frage aufzuwerfen, ob die durch Parasiten hervorgerufenen von uns als organoide Gallen bezeichneten Organumbildungen oder -Neubildungen erblich sein können. Von erblichen oder vererbten „Gallen“ ist ja hier und da schon gesprochen worden, z. B. den Acarodomatien gegenüber; wir haben aber zurzeit durchaus keine Veranlassung, die Vererbbarkeit bestimmter Gallen als erwiesen oder auch nur als wahrscheinlich zu betrachten. Das gilt für die organoiden Gallen ebensogut wie für die histioiden. Die Frage nach der Vererbbarkeit der organoiden Gallen ist aber deswegen von besonderer Wichtigkeit und darf

39) Pierre, La Mercuriale et ses galles (Rev. scientif. du Bourb. et du Centre 1897, T. X); zitiert nach Trotter in *Marcellia* T. III, 1904, p. VIII.

hier nicht übergangen werden, weil die ihnen ganz ähnlichen organoiden „Missbildungen“, die in der Natur spontan als „Mutationen“ auftreten, erblich sind. Ein Vergleich der organoiden Gallen mit den durch experimentelle Eingriffe erzielten organoiden Anomalien hinsichtlich ihrer Vererbbarkeit ist noch nicht recht durchführbar: unzweifelhaft vererbbare organoide Anomalien, die auf experimentellem Wege erzeugt worden sind, können zurzeit noch nicht angeführt werden. Immerhin wäre es möglich, dass künftige Forschungen mit willkürlich erzeugten, vererbbaren, den organoiden Gallen formal vergleichbaren Bildungsabweichungen uns bekannt machten; man könnte sich vorstellen, dass unter abnormen Entwickelungsbedingungen, welche ein Pflanzenindividuum in allen seinen Teilen irgendwie affizieren, organoide Anomalien entstünden, die als vererbbar sich von den ihnen ähnlichen, nach lokaler Reizung entstandenen, allgemein nicht vererbbaren organoiden Gallen unterschieden.

* * *

Zusammenfassung: Es empfiehlt sich, diejenigen Gallen, welche vorzugsweise durch Umbildung oder Neubildung von Organen gekennzeichnet werden, als organoide Gallen den histioiden gegenüberzustellen, bei welchen es sich um Produkte abnormer Gewebe handelt.

Die organoiden Gallen stimmen in allen ihren morphologischen Eigentümlichkeiten mit den durch allgemeine oder lokal wirkende Ernährungsänderungen erzeugten Abnormitäten überein. Die Gruppe der organoiden Gallen darf daher auch als ätiologisch gut gekennzeichnet betrachtet werden.

Die organoiden Gallen unterscheiden sich von den prosoplasmatischen durch den Mangel an Formenkonstanz. Morphologische Gestaltungsvorgänge verschiedener Art können sich bei Gallenexemplaren ein und desselben Parasiten in sehr verschiedener Weise kombinieren.

Dass die Eigentümlichkeiten der organoiden Gallen für den sie erzeugenden Parasiten „zweckmäßig“ sind, erscheint durchaus fraglich.

Kiel, Botan. Institut. Herbst 1909.

VIII. Internationaler Zoologenkongress, Graz, 15.—20. August 1910.

Der VII. Internationale Zoologenkongress, der im August 1907 zu Boston Mass., U. S. A., tagte, hat beschlossen, seine VIII. Tagung im Jahre 1910 in Österreich, und zwar in Graz unter dem Vorsitze des Herrn Ludwig von Graff abzuhalten.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Der Abonnementspreis für 24 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einsenden zu wollen.

Bd. XXX. 15. Februar 1910. № 4.

Inhalt: **Wasmann**, Ueber das Wesen und den Ursprung der Symphilie (Fortsetzung). — **Neger**, Neue Beobachtungen an körnersammelnden Ameisen. — **Franz**, Zur Physiologie und Pathologie der Chromatophoren. — Kanitz, Das Energieprinzip in der Biologie in der neuesten Literatur.

Über das Wesen und den Ursprung der Symphilie.

(173. Beitrag zur Kenntnis der Myrmekophilen und Termitophilen.)

Von E. Wasmann S. J. (Luxemburg).

(Fortsetzung.)

Hieraus ergibt sich folgendes:

a) Die Symphilie als solche ist vom Parasitismus verschieden. Symphilen sind jene Ameisengäste und Termitengäste, welche wegen ihrer Exsudate, die ein direktes oder ein indirektes Fettprodukt sind (Nr. 134), von ihren Wirten beleckt und gastlich gepflegt werden, ohne dass hieraus den Wirten ein Vorteil erwächst, sondern nur eine Annehmlichkeit. Durch den ersten dieser beiden Punkte unterscheidet sich die Symphilie vom Parasitismus und von der Synechthrie, durch den zweiten von der Trophobiose; denn die Blatt- und Schildläuse, die Membracidenlarven und die Lycaenidenraupen werden von den Ameisen als Nutztiere gehalten, welche durch ihre meist zuckerhaltigen Ausscheidungen eine Hauptnahrungsquelle für ihre Wirte liefern.

1898 hatte Escherich[4]) die Symphilie nur für „eine spezielle Form des im Tierreich so überaus mannigfaltig auftretenden Para-

4) Zur Anatomie u. Biologie von *Paussus turcicus* (Zool. Jahrb. System. XII), S. 65.

sitismus" erklärt. 1902[5]) gab er selber diese Ansicht als „irrtümlich" wieder auf, infolge der von mir 1901 (Nr. **118**) erbrachten Gegengründe. Er glaubt jedoch immer noch, dass die Symphilie einen krankhaften Zustand darstelle, indem er 1906[6]) sagt: „Die Symphilie bedeutet (wenigstens in weitaus den meisten Fällen) für die Ameisen eine soziale Krankheit, wie etwa der Alkoholismus für die Menschenstaaten." Dem entgegen stelle ich folgenden Satz auf:

b) Die Symphilie als solche ist keine soziale Krankheit der Ameisenstaaten, sondern eine an sich indifferente Ausdehnung des Brutpflegetriebes der Ameisen auf fremde Tiere, die jedoch in manchen Fällen pathologische Folgen haben kann.

Die Richtigkeit dieses Satzes erhellt aus folgenden Tatsachen. Die *Lomechusini* und die *Paussini*, die ihr echtes Gastverhältnis dazu benutzen, um die Brut ihrer Wirte schwer zu schädigen, bilden keineswegs die Mehrzahl, sondern weitaus die Minderzahl der bisher bekannten echten Ameisen- und Termitengäste. Das „ex uno disce omnes" kann demnach hier keine Anwendung finden. Wir kennen außer den *Lomechusini* noch manche andere Symphilen unter den myrmekophilen Staphyliniden und eine große Zahl von echten Termitophilen derselben Familie (physogastre Aleocharinen), von denen wir keineswegs ohne weiteres annehmen dürfen, dass sie als Brutparasiten oder Bruträuber ihren Wirtskolonien Schaden zufügen. Wir kennen ferner eine Menge symphiler Pselaphiden und Clavigeriden unter den Ameisengästen, sowie zahlreiche myrmekophile und termitophile *Hetaeriini* (Fam. *Histeridae*), von denen wir nach der Analogie mit der Lebensweise der näher beobachteten Arten sagen müssen, dass ihr Gastverhältnis wahrscheinlich keine schädlichen Folgen für die Wirte hat. Wir kennen endlich viele andere Symphilen in den Käferfamilien der Scydmaeniden, Gnostiden, Ectrephiden, Silphiden, Scarabaeiden, Tenebrioniden (*Rhysopaussini*) und Brenthiden, für welche es ebenfalls meist sehr unwahrscheinlich ist, dass sie ihre Wirte schädigen. In der myrmekophilen Familie der Thorictiden treffen wir manche Arten (wie *Thorictus Foreli* und *pauciseta*), welche zugleich als echte Gäste von den Ameisen an den Thorakaltrichomen beleckt werden (Escherich) und als Ektoparasiten an die Antennen ihrer Wirte sich anheften (Nr. **90. 91. 94**). Ebensowenig wie wir aus diesem Zusammentreffen von Symphilie und echtem Parasitismus bei manchen *Thorictus* schließen dürfen, dass diese beiden biologischen Verhältnisse identisch seien, ebensowenig

5) Biologische Studien über algerische Myrmekophilen (Biol. Centralbl. XXII), S. 662.

6) Die Ameise, S. 171.

dürfen wir aus dem Umstande, dass die echten Gäste in manchen Fällen die Brut ihrer Wirte schwer schädigen, den Schluss ziehen, die Symphilie sei an sich „eine soziale Krankheit der Ameisenstaaten".

Zudem ist auch die Pflege der echten Gäste, in sich selbst betrachtet, keine krankhafte Erscheinung. Die Liebhaberei der Ameisen für bestimmte Exsudate des Fettkörpers, des Drüsengewebes oder des Blutgewebes ihrer Gäste ist an sich etwas Indifferentes, und sie ist der tiefste biologische Grund, weshalb letztere in den Ameisennestern gehalten und gepflegt werden. „Krankhaft" wird diese Liebhaberei nur in wenigen der bisher beobachteten Fälle, z. B. bei der Pflege der Larven der *Lomechusini* durch *Formica*. Escherich verwechselt offenbar die Symphilie selber mit ihren sekundären Folgen. Wie verkehrt diese Verwechslung ist, geht auch aus einem Vergleich mit der Sklavenzucht bei den Ameisen hervor. Die Sitte mancher Formiciden, die Arbeiterpuppen fremder Arten als Hilfsameisen zu rauben, hat bei *Polyergus* dazu geführt, dass die „Herren" in gänzliche soziale Abhängigkeit von ihren „Sklaven" gerieten und sogar das selbständige Fressen verlernten. Das Beispiel von *Strongylognathus testaceus* zeigt uns ferner, wie dadurch bereits der Übergang der Dulosis zum permanenten sozialen Parasitismus eingeleitet wird, welcher die betreffenden Kolonien auf der Bahn der parasitischen Degeneration immer weiter abwärts führt (Nr. **170**, 4. Teil). Aber wer würde wegen dieser schädlichen Folgen der Überentwickelung der Dulosis diese selber als eine „soziale Krankheit der Ameisenstaaten" bezeichnen wollen? Ganz dasselbe gilt aber auch für die Symphilie; auch hier müssen wir die Symphilie an sich von den schädlichen Folgen ihrer Überentwickelung sorgfältig unterscheiden. Auf die phylogenetische Seite dieser Frage werde ich unten zurückkommen.

Betrachten wir vorerst die sozialen Grundlagen der Symphilie.

Als eine ihrer biologischen Grundlagen von Seite der Wirte haben wir soeben bereits die Naschhaftigkeit der Ameisen kennen gelernt. Eine zweite sehr wichtige Grundlage ist der Adoptionsinstinkt der Ameisen, welcher eine Ausdehnung des normalen Geselligkeits- und Brutpflegeinstinktes auf Angehörige fremder Tierarten darstellt. Auf diesen ursächlichen Zusammenhang der Symphilie mit dem Adoptionstriebe, der auch bei höheren Tieren weit verbreitet ist, habe ich bereits 1897 (Nr. **59** und **60**) aufmerksam gemacht. Trotzdem glaubte und glaube ich auch heute noch von einem eigenen „**Symphilieinstinkt**" der Ameisen und Termiten reden zu müssen, der sich auf die Pflege ihrer echten Gäste bezieht.

2. Die Annahme eines Symphilieinstinktes.

Mein geschätzter Kollege Escherich hat zwar seit 1898 immer wieder behauptet, der Symphilieinstinkt sei „kein eigener Instinkt", sondern er sei identisch mit dem Brutpflegeinstinkt; aber bewiesen hat er es bis heute noch nicht. Er verwechselt offenbar die Wurzel des Symphilieinstinktes mit diesem selber. Schon 1898 (Nr. **95**, S. 124) wies ich diese Begriffsverwechslung zurück, indem ich zeigte, dass der Adoptionsinstinkt, mit welchem der Symphilieinstinkt zunächst zusammenhängt, zwar in seiner Wurzel nur eine Ausdehnung des Geselligkeits- und Brutpflegetriebes der Ameisen auf fremde Wesen bedeutet, dass er aber in seiner tatsächlichen Ausgestaltung als „Symphilieinstinkt" hochgradig spezialisiert ist, indem vielfach die Neigung zur Pflege bestimmter Arten von Symphilen bei bestimmten Ameisenarten zu einem erblichen Instinkt eben dieser betreffenden Wirtsart (oder Wirtsrasse) geworden ist.

Gegenüber den von Escherich 1902 erhobenen Einwendungen vertrat ich meinen Standpunkt 1903 (Nr. **134**. S. 306ff.) nochmals eingehend. Seine Behauptung, dass bei der Symphilie nur eine einseitige Anpassung des Gastes an den Wirt, aber keinerlei korrelate Anpassung auf Seite des Wirtes vorliege, suchte er dadurch zu begründen, dass die Wirte keine morphologische Anpassungen an jenes Verhältnis aufweisen, sondern nur die Gäste. Die letztere Tatsache ist zweifellos richtig, aber ohne jede Beweiskraft gegen die Existenz eines Symphilieinstinktes. Es kann nämlich eine Modifizierung und erbliche Spezialisierung bestimmter Instinktanlagen bei Ameisen sehr wohl stattgefunden haben, ohne dass deshalb die äußeren Organe irgendeine Veränderung zu erleiden brauchten. So ist z. B. der Nestbauinstinkt von *Formica sanguinea* sehr verschieden von demjenigen der *F. rufa*, und diese Verschiedenheit ist eine Folge divergenter Entwickelung der Arten und ihrer Instinkte. Trotzdem finden wir in der Bildung der Oberkiefer und der Beine jener beiden Ameisenarten, die doch als Werkzeuge für den Nestbau dienen, keinerlei morphologische Verschiedenheiten, die sich als „Anpassungscharaktere" an ihre spezifische Nestbauart deuten ließen. Ebenso können auch bei der Ausbildung eines bestimmten Symphilieinstinktes, d. h. bei der Erwerbung einer erblichen Neigung zur Pflege und Zucht eines bestimmten echten Gastes, die betreffenden Modifikationen auf die Nervenzentren der Ameise beschränkt geblieben sein, ohne dass sich jene Instinktmodifikation in irgendeinem „morphologischen Anpassungscharakter" kundzugeben braucht.

Die Tatsache selbst, dass im Laufe der Phylogenese der Ameisen eine erbliche Modifizierung und Speziali-

sierung des allgemeinen Brutpflegeinstinktes in bezug auf bestimmte Objekte, d. h. in bezug auf bestimmte echte Gäste stattgefunden hat, ist unleugbar. Diese Tatsache genügt aber vollkommen, um mit Recht von bestimmten Symphilieinstinkten der Ameisen zu reden. Wie deren Entwickelung zu denken ist, das ist eine andere Frage, die uns erst weiter unten zu beschäftigen haben wird. Hier haben wir uns nur mit den Tatsachen selber zu befassen.

Formica sanguinea besitzt beispielsweise einen erblichen Instinkt zur Pflege von *Lomechusa strumosa* und ihrer Larven. Bei *F. rufa* ist die Neigung zur Larvenpflege von *Lomechusa* schon viel schwächer, bei *F. pratensis* und *truncicola* bereits gleich Null; hier werden die Larven dieses Käfers einfach aufgefressen statt erzogen zu werden, während dieselben Ameisen den Käfer sorgfältig pflegen! Ich frage deshalb: Warum machen denn die *Lomechusa*-Larven nur auf *F. sanguinea* jenen bestimmten instinktiven Eindruck, dass sie dieselben nicht bloß erzieht, sondern auch ihren eigenen Larven vorzieht? Warum ist die psychische Wirkung der „Chemorezeption", d. h. des Geruchseindruckes, welche die *Lomechusa*-Larve auf das Ameisengehirn hervorbringt, eine so verschiedene bei diesen nahe verwandten *Formica*-Arten? Ist dies nicht ein evidenter Beweis dafür, dass der allgemeine Brutpflegetrieb von *Formica* gerade bei *F. sanguinea* in einer ganz bestimmten Richtung stammesgeschichtlich spezialisiert worden ist? Und diese Spezialisierung ist eben ihr Symphilieinstinkt, der auf die Brutpflege von *Lomechusa* gerichtet ist.

Escherich (1902, S. 657) meint zwar, aus der von mir beobachteten Tatsache, dass in den normalen *sanguinea*-Kolonien weitaus die meisten Larven von *Lomechusa* zugrunde gehen, weil sie von den Ameisen nach der Einbettung in ihrer Verpuppungshöhle nicht in Ruhe gelassen, sondern häufig wieder hervorgezogen und umgebettet werden, folge ganz offenbar, dass *F. sanguinea* keinen „spezialisierten Symphilieinstinkt" für die Erziehung von *Lomechusa* besitze; denn sonst dürfte sie diese Käferlarven nicht auch dann noch nach Analogie der eigenen Larven behandeln, die nach der Verpuppung (als Kokons) wieder ausgegraben werden, wenn diese Behandlungsweise für die *Lomechusa*-Larven verderblich wird. Meine Antwort hierauf ist folgende. Der Brutpflegeinstinkt von *sanguinea* ist in bezug auf die Erziehung von *Lomechusa* spezifisch determiniert, was den Gegenstand anlangt, aber nicht, was die Behandlungsweise anlangt. Die Ameisen übertragen die Pflege ihrer eigenen Larven auf diejenigen des Gastes infolge eines erblichen Instinktes. Aber dieser Instinkt ist nicht so weit entwickelt, dass er bis zu einer neuen Behandlungsweise der Adoptivlarven fortgeschritten wäre. Man kann also aus jener

Tatsache nur folgern, dass der Symphilieinstinkt von *sanguinea*, vermöge dessen sie die *Lomechusa*-Zucht treibt, nicht allseitig und vollkommen entwickelt ist, aber keineswegs, dass er nicht existiert! Sonst müsste man beispielsweise auch aus der Tatsache, dass die Ameisen häufig einen Teil der Eier, manchmal selbst junge Larven ihrer eigenen Kolonie auffressen, nach Escherich den apodiktischen Schluss ziehen: wäre bei den Ameisen ein erblicher Brutpflegeinstinkt wirklich vorhanden, dann dürfte ein derartiger Fall überhaupt nicht vorkommen! Hier sieht jeder ein, wie unzulässig ein solcher Schluss wäre.

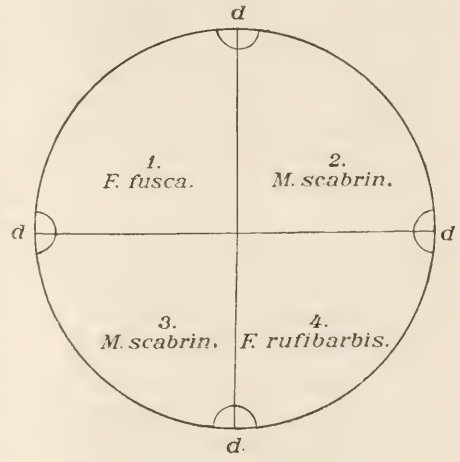
Es sei übrigens darauf aufmerksam gemacht, dass in den pseudogynenhaltigen Kolonien, in denen bereits viele Jahre hindurch *Lomechusa*-Larven erzogen wurden, die letzteren nach der Verpuppung fast immer in Ruhe gelassen werden und daher glücklich zur Entwickelung kommen. Hier haben also die Ameisen gelernt, ihren Symphilieinstinkt auch in bezug auf die Behandlungsweise der Adoptivlarven zu vervollkommnen, aber zu ihrem eigenen Schaden! Dass dieser für die Gäste sehr zweckmäßige, für die Wirte aber sehr unzweckmäßige Fortschritt in der *Lomechusa*-Pflege erblich werden kann, ist schon dadurch ausgeschlossen, dass die betreffenden stark pseudogynenhaltigen Kolonien meist keine Fortpflanzungsindividuen mehr hervorbringen, nicht einmal mehr Männchen durch Parthenogenesis der Arbeiterinnen. Hier heisst es eben: Finis Poloniae; die betreffenden Kolonien werden zuerst für die Arterhaltung ausgeschaltet durch den Fortfall der Weibchenerziehung, dann auch der Männchenerziehung, und indem die Arbeitererziehung immer mehr mit der Pseudogynenerziehung sich mischt, verschwindet schließlich auch die Kolonie selber vom Schauplatze des Lebens. Aber gegen die Existenz spezifischer Symphilieinstinkte beweisen diese Tatsachen gar nichts.

Vergleichen wir ferner die Beziehungen zweier äußerst nahe verwandter kleiner *Atemeles*-Arten, *emarginatus* und *paradoxus*, zu ihren *Formica*-Wirten. *F. fusca*[7]) nimmt nur den *emarginatus* auf und erzieht nur dessen Larven; *rufibarbis*[7]) nimmt nur den *paradoxus* auf und erzieht nur dessen Larven. Ich habe dies durch zahlreiche Beobachtungen sowohl in freier Natur wie in Versuchsnestern während 25 Jahren sicher festgestellt. Aus meinen stenographischen Tagebuchnotizen über die „internationalen Beziehungen" der *Atemeles*, d. h. über ihr Verhältnis zu fremden Ameisenkolonien und Arten, sei hier bloß der folgende Versuch kurz erwähnt, der vom 9. April bis zum 20. Mai 1894 dauerte und gleichsam das

7) In ihren selbständigen Kolonien; denn wenn sie als Hilfsameise bei anderen *Formica*-Arten lebt, akkommodiert sie sich in ihrer Gastpflege der Herrenart. Über diese „Instinktregulationen" vgl. 164, S. 148.

Experimentum crucis für die Zugehörigkeit des *emarginatus* zu *fusca* und des *paradoxus* zu *rufibarbis* bildet. Eine große Kristallisationsschale (Fig. 1) wurde durch senkrechte Scheidewände von Pappendeckel in vier Quadranten geteilt. In die Quadranten 2 und 3 wurde je eine Kolonie von *Myrmica scabrinodis* mit einer Anzahl *Atemeles* beider Arten gesetzt, in dem Quadranten 1 eine *fusca*-Kolonie ohne *Atemeles*, in den Quadranten 4 eine *rufibarbis*-Kolonie ohne *Atemeles*. An der oberen Außenecke jeder Scheidewand wurde ein kleiner Durchgang (*d*) gelassen, so dass die *Atemeles* von einem Quadranten in den anderen gelangen konnten, während die Kristallisationsschale mit einer Glasscheibe zugedeckt wurde. Das Ergebnis dieses Versuches war folgendes: Sämtliche *emarginatus* wurden nur bei *fusca* aufgenommen, sämtliche *paradoxus* nur bei *rufibarbis*! Die Versuchsanordnung war so getroffen, dass häufig ein *emarginatus* bei seiner Auswanderung von *Myrmica* in das *rufibarbis*-Nest, und ein *paradoxus* in das *fusca*-Nest gelangen musste; aber sie wurden stets wieder vertrieben, und ein *emarginatus*, dem es nicht gelungen war, rechtzeitig wieder in das *Myrmica*-Nest zu entkommen, wurde am 27. April von den *rufibarbis* getötet. Auch in freier Natur ist die Gesetzmäßigkeit des Vorkommens von *emarginatus* und seinen Larven bei *fusca*, und des *paradoxus* und seiner Larven bei *rufibarbis* (und der dunkleren Varietät *fusco-rufibarbis*) eine so konstante, dass sie einen der hauptsächlichsten biologischen Unterschiede zwischen jenen beiden so nahe verwandten Ameisenrassen bildet.

Fig. 1.



Ist dies nicht abermals ein evidenter Beweis dafür, dass es eigene Symphilieinstinkte gibt, welche sogar bei zwei Rassen ein und derselben Ameisenart diametral verschieden sein können? Ist dies nicht ein sicheres Anzeichen für die stammesgeschichtliche Differenzierung und Spezialisierung des Brutpflegetriebes der Ameisen in bezug auf bestimmte echte Gäste? Wer derartige Tatsachen, die sich noch in großer Zahl hier anführen ließen, nicht kennt, mag allerdings behaupten, es gebe keine „Symphilieinstinkte“; wer sie aber kennt, kann ihre Existenz ohne die größte Voreingenommenheit nicht leugnen.

Escherich (Biolog. Centralbl. 1902, S. 656) hat es zwar versucht, die Beweiskraft dieser Tatsachen abzuschwächen, aber ohne Erfolg. Dass *Atemeles emarginatus* nur bei *Formica fusca, paradoxus* nur bei *rufibarbis* aufgenommen und gepflegt wird, meinte er dadurch erklären zu können, „dass nur *paradoxus* (und nicht auch *emarginatus*) den nötigen Reiz auf *F. rufibarbis* ausüben kann." Aber warum, so frage ich, üben denn so nahe verwandte Gäste eine so spezifisch verschiedene „Reizwirkung" auf zwei so nahe verwandte Ameisenrassen aus? Weil eben die Empfangsstation des Reizes, d. h. das Gehirn der Ameise, bei beiden Ameisenrassen gegenüber jenen echten Gästen verschieden gestimmt ist! Das heisst aber doch nichts anderes als: *F. fusca* und *rufibarbis* besitzen verschiedene erbliche Symphilieinstinkte. Dass der Geruchsstoff von *emarginatus* etwas abweicht von jenem des *paradoxus*, und dass ersterer nur auf *fusca*, letzterer nur auf *rufibarbis* besonders angenehm wirkt, gebe ich Escherich gerne zu. Aber mit dieser physiologischen Umschreibung der Tatsachen sucht man sich vergeblich an dem Zugeständnis vorbeizudrücken, dass hier verschiedene stammesgeschichtliche Differenzierungen des allgemeinen Brutpflegeinstinktes der Ameisen in bezug auf die Adoption und die Pflege verschiedener echter Gäste, d. h. verschiedene Symphilieinstinkte, vorliegen.

Durch den hier nochmals erbrachten Nachweis, dass es Symphilieinstinkte bei den Ameisen gibt, welche als im Laufe der Stammesgeschichte der betreffenden Ameisenart oder Rasse erworbene und erblich gewordene Spezialisierungen des Adoptions- und Brutpflegetriebes der Ameisen sich darstellen, wird auch ein von Escherich noch 1906 (S. 171) erhobener Einwand widerlegt, welcher lautete: wenn wir einen „Symphilieinstinkt" bei den Ameisen annehmen, so müssen wir auch einen — „Alkoholinstinkt" bei der Menschheit annehmen! Diese Parallele wäre nämlich nur dann zutreffend, wenn bei der Menschheit nicht bloß die Neigung zum Alkoholgenuss, sondern auch zur Schnapsbrennerei als „erblicher Instinkt" aufträte.

Zu meiner Überraschung las ich kürzlich in der übrigens recht gründlichen und interessanten Arbeit von Fritz Schimmer[8]) über *Myrmecophila* die folgende Stelle (S. 462): „Escherich (1902) hat überzeugend begründet, dass überhaupt ein spezialisierter, auf die Pflege der Gäste (Symphilen) gerichteter Instinkt nirgends festzustellen ist, und dass die Ursache zu allen scheinbar instinktiv der ganz bestimmten Gastart erwiesenen Pflegehandlungen einzig und

8) Beitrag zu einer Monographie der Gryllodeengattung *Myrmecophila* Latr. (Zeitschr. f. wissensch. Zool. XCIII, Heft 3, 1909, S. 409—534.)

allein im Gaste und in seiner spezifischen Anpassung an eine ganz bestimmte Ameisenart liege."

Demgegenüber erkläre ich hiermit: Escherich hat nirgendwo den überzeugenden Nachweis für diese Behauptung erbracht. Im Gegenteil, dieselbe ist mit den oben erwähnten Tatsachen unvereinbar. Es ist eine ganz einseitige Auffassung, bei dem Verhältnis der Symphilen zu ihren Wirten nur die Anpassung von Seite des Gastes zu berücksichtigen, dagegen nicht die reziproke Beeinflussung der Instinkte des Wirtes. Wenn man zugibt — und das geben sowohl Escherich als auch Schimmer zu, da ich es durch wirklich überzeugende Beweise außer Zweifel gestellt habe (besonders in Nr. **95**, **162** und **164**) —, dass die Ameisen ihr angeborenes instinktives Verhalten gegenüber ihren Gästen in mannigfacher Weise zu modifizieren vermögen, so gibt man eo ipso auch zu, dass die Ameisen ihre Instinkte den betreffenden Gästen anzupassen imstande sind. Aus diesem Anpassungsvermögen können aber nicht bloß individuelle, sondern, wenn die äußeren Einwirkungen viele Generationen hindurch in derselben Richtung sich wiederholen, auch spezifische Instinktabänderungen hervorgehen. Wenn wir überhaupt eine Entwickelung der Instinkte im Tierreich und speziell der sozialen Instinkte bei den Ameisen anerkennen, so kommen wir nicht daran vorbei, anzunehmen, dass solche neue Anpassungen auch erblich werden können[9]). Auf welchem Wege dies bei den Ameisen geschieht, ob durch die Parthenogenese der Arbeiterinnen vermittelst des Keimplasmas der durch sie erzeugten Männchen, oder durch das Keimplasma der jungen Weibchen, die nicht selten an der Gastpflege der Arbeiterinnen teilnehmen, das ist eine Frage, die noch der weiteren Erörterung bedarf. Mit dem früher so beliebten und auch von Schimmer (S. 463) noch adoptierten Satze: die Arbeiterinnen der Ameisen pflanzen sich nicht fort, also sind die von ihnen erworbenen Instinktsmodifikationen nicht vererbbar — kann man heutzutage jedenfalls keinen peremptorischen Beweis mehr führen für die Unmöglichkeit einer Vererbung erworbener Eigenschaften bei den Ameisen. Ich muss ferner gegen Schimmer's durchaus unzutreffende Dar-

9) Schimmer (S. 462) vermisst bei mir eine Bezugnahme auf R. Semon's „Engramme" in der Entwickelung der Instinkte. Ich halte die Semon'schen Engramme und überhaupt seine ganze Mneme-Theorie nur für schöne Worte, durch welche die Vererbungsvorgänge mit neuen, aus der Psychologie entlehnten Ausdrücken umschrieben werden, ohne dass dadurch irgend etwas zur wirklichen Erklärung jener Vorgänge geleistet würde. Vgl. auch die Besprechung J. Rosenthal's von Semon's „Mneme" im Biol. Centralbl. 1905, Nr. 10, S. 335—368, und H. Kranichfeld: Das „Gedächtnis" der Keimzellen und die Vererbung erworbener Eigenschaften (Biol. Centralbl. 1907, Nr. 20 u. 21). — Wertvoll sind dagegen die von Semon erbrachten neuen tatsächlichen Beweise für die Vererbung erworbener Eigenschaften.

stellung meiner Ansichten über den Symphilieinstinkt Verwahrung einlegen, der „den betreffenden Ameisen von ihren Gästen oktroyiert worden sei“ (S. 462). Hätte Schimmer meine diesbezüglichen Arbeiten[10]) selbst genauer studiert und sich nicht allzusehr auf Escherich's Autorität verlassen, so würde wohl dieser Teil seiner Arbeit besser und den übrigen Teilen gleichwertiger geworden sein.

Dass bei der Behandlungsweise von *Myrmecophila acervorum* durch die Ameisen, auf welche Schimmer besonders Bezug nimmt, kein spezifischer „Symphilieinstinkt“ von Seite der letzteren anzunehmen ist, geht schon daraus hervor, dass *Myrmecophila* gar nicht zu den Symphilen gehört, sondern eine eigentümliche Mittelstellung zwischen den Synoeken und Symphilen einnimmt, welche insbesonders bei *M. acervorum* den Eindruck eines unfertigen Anpassungsverhältnisses macht, das zwischen den verschiedensten Wirten in verschiedenen Gegenden hin- und herschwankt. Diese Art ist bei uns der nördlichste Zweig einer südlichen Gattung. Ihr Fehlen in einem großen Teil von Mitteleuropa (in Holland, Rheinland, Luxemburg, Westfalen u. s. w.), sowie ihre eigentümliche Verbreitungsweise im Osten und Süden dieses Gebietes machen es wahrscheinlich, dass sie über Böhmen nach Sachsen vom Süden her vorgedrungen ist, wo sie (in Italien) zugleich mit *M. ochracea* vorkommt. Letztere Art zeigt bereits eine viel festere und begrenztere Anpassung an das Leben bei *Messor*-Arten, während *acervorum* in den verschiedenen Teilen ihres Verbreitungsgebietes mannigfach verschiedene Wirtsameisen bevorzugt; bei Neapel ist sie z. B. nach Silvestri am häufigsten bei *Tapinoma*, während sie in Sachsen noch nie, und in Thüringen nur einmal bei dieser Ameise gefangen wurde. Hieraus erklärt sich wahrscheinlich auch großenteils die Abweichung meiner aus Böhmen stammenden Fundortsangaben über die „normalen Wirte“ dieser Grille von denjenigen Schimmer's und Viehmeyer's aus Sachsen. Während ich die Imagines und die größeren Larven hauptsächlich bei *Formica-sanguinea-fusca*[11]) fand, dagegen nicht bei *Lasius niger* und *Myrmica laevinodis*[12]), obwaltet bei Leipzig und Dresden nach Schimmer und Viehmeyer das entgegengesetzte Verhältnis.

(Schluss folgt.)

Neue Beobachtungen an körnersammelnden Ameisen.

(Vorläufige Mitteilung.)

Von **F. W. Neger** (Tharandt).

Während eines mehrtägigen Aufenthalts auf der Dalmatinischen Insel Arbe bot sich mir die Gelegenheit, das Leben und Treiben einer körnersammelnden Ameise zu verfolgen und dabei einige Beobachtungen zu machen, welche geeignet sind, auf die Lebensweise dieser Tiere ein neues Licht zu werfen.

Es handelt sich um *Messor barbarus* L., eine Ameise, welche auf der Insel Arbe sowie anderwärts in Dalmatien sehr verbreitet ist und deren Heerzüge eine sehr auffallende Erscheinung sind.

---

10) Besonders Nr. **60, 95, 118, 134, 143, 154, 157, 164.**

11) Bei Prag fing Skalitzky die größere *Myrmecophila*-Form ebenfalls bei *F. fusca* (Collect. Wasmann).

12) Ein bei *Myrmica laevinodis* zu Groß-Černiz in Böhmen durch Herrn Otto Nickerl gefundenes Exemplar befindet sich in meiner Sammlung. Ferner zwei Exemplare (kleinere Larven) aus Bayern, in Pielenhofen bei Regensburg (Jura-Kalk) von Prof. Killermann bei *Tetramorium caespitum* gefangen.

Wie schon von anderen Beobachtern festgestellt worden ist, sind die körnersammelnden Ameisen hinsichtlich der Pflanzenarten, deren Samen oder Früchte gesammelt werden, durchaus nicht wählerisch.

So fand ich, dass *Messor barbarus* in einem Wald von *Pinus halepensis* vorwiegend Kiefernsamen sammelte, an anderen Stellen, z. B. nahe dem Meeresufer waren die Früchte der dort verbreiteten *Centaurea spinoso-ciliata* Seenus der Gegenstand eifriger Nachforschungen. Hier spielt sich die Ernte in der Weise ab, dass die Fruchtstände der Pflanze von zahlreichen Ameisen erklommen werden und einige besonders geschickte Tiere die reifen Achaenien aus dem Körbchen herausholen, um sie dann an andere als Träger funktionierende Tiere abzugeben. Die letzteren schleppen die Frucht nach dem Nest. Die Ameisen unterliegen anscheinend zuweilen auch Sinnestäuschungen. Sehr häufig beobachtete ich, dass der verwelkte Blütenschopf dieser Pflanze, welcher sich bei der Reife der Früchte sehr leicht als Ganzes aus dem Köpfchen ablöst, von einer Ameise erfasst und nach dem Nest geschleppt wird. Die Erkenntnis, dass mit diesem Blütenschopf nichts anzufangen ist, scheint den im Inneren des Baues arbeitenden Ameisen vorbehalten zu sein. Ich beobachtete wenigstens, dass derartige verwelkte Blütenschöpfe später aus dem Bau wieder herausgetragen und auf dem Schutthaufen, der jedes Ameisennest umgibt, abgelagert wurden, um fernerhin unbeachtet liegen zu bleiben. In ähnlicher Weise wie bei *Centaurea spinoso-ciliata* erfolgt die Ernte mit den Samen anderer Pflanzen, z. B. *Pallenis spinosa*, Fruchtständen von Gramineen u. a. Wollte man aber eine Liste aller Pflanzen aufstellen, deren Samen und Früchte von der *Messor*-Ameise in das Nest geschleppt werden, so wäre dies fast identisch mit einer Aufzählung aller auf der Insel vorkommenden Blütenpflanzen. Hier seien nur einige angeführt, welche ich besonders häufig als Beute der Ameisen beobachtete: *Spartium junceum*, *Ononis spinosa* (Früchte), *Plantago* sp. (Früchte), *Medicago*-Arten (Früchte), *Hedypnois cretica*, Fruchtstände von *Dactylis glomerata*, *Triticum repens*, *Polygonum* sp. (Früchte), *Anagallis arvensis* (Früchte) u. s. w.

Merkwürdigerweise werden nicht selten auch kleine Schneckenschalen eingeschleppt; ob dieselben irgendeine Bedeutung für die Ameisen haben, kann ich nicht entscheiden. Möglicherweise handelt es sich auch hier um „Fehlgriffe“ der Schlepperameisen; denn auf dem „Schutthaufen“ liegen diese Schneckenschalen oft in beträchtlicher Menge, ohne von den Ameisen weiter beachtet zu werden. Nach alledem scheint im Innern des Baues eine Art Auslese dessen, was brauchbar ist, stattzufinden: „Es wird die Spreu vom Weizen geschieden.“

Alle, welche körnerschleppende Ameisen beobachtet haben, sind

voll des Lobes über den Eifer, welchen diese kleinen Tiere bei ihrer Arbeit entwickeln. Die Emsigkeit des Betriebes ist in unverkennbarer Weise abhängig von der äußeren Temperatur. An kühlen Morgen erwacht die Tätigkeit der Ameisen nur sehr langsam, um bei voller Sonnenglut um die Mittagsstunde ihren Höhepunkt zu erreichen[1]); dann eilen die schwer bepackten Körnerträger, wie von Furien gepeitscht, die Straße auf und ab, sie spannen ihre Kräfte offenbar aufs äußerste an. Möglicherweise hängt damit zusammen, dass gegen Abend, wenn die Tätigkeit erschlafft, zahlreiche hin- und hertorkelnde, offenbar zum Tod erschöpfte Träger in der Nähe des Nestes angetroffen werden. Kaum ist am Abend die Sonne hinter den Bergen verschwunden, dann verödet die Ameisenstraße, und die Bewegung der noch unterwegs befindlichen Tiere wird langsamer und träger.

Fig. 1.

Es ist bekannt, dass sich die Körnersammler an Objekte heranwagen, welche ihre eigene Körpergröße um das vielfache übertrifft. Fig. 1 gibt eine Vorstellung davon, in welchem Größenverhältnis oft die Last zum Träger steht.

Die Frage, was mit den eingeschleppten Körnern geschieht, wird von den einzelnen Beobachtern nicht in übereinstimmender Weise beantwortet. Freilich mag die Behandlung der Erntevorräte bei den einzelnen Arten verschieden sein, und was für die eine Ameisenart als zutreffend erkannt worden ist, braucht nicht gleichzeitig für andere Körnersammler gelten.

Ich bin in der Lage, für die von mir beobachtete Art ein ziemlich vollkommenes Bild der Behandlung der Körner zu entwerfen.

---

1) Diese Beobachtung scheint mir in ökologisch-tiergeographischer Hinsicht bemerkenswert zu sein. Nach Aussage von Herrn Prof. Escherich, welcher den *Messor barbarus* in Nordafrika (Erythraea) beobachtet hat, ist dort den Tag über Ruhe in der Umgebung des Ameisennestes und beginnt die Tätigkeit erst nach Sonnenuntergang. Vielleicht ist die Erntetätigkeit des *M. barbarus* an ein gewisses Temperaturoptimum gebunden. Arbe ist die nördlichste größere Insel Dalmatiens und dürfte einer der nördlichsten Punkte sein, wo *M. barbarus* vorkommt. Dementsprechend mag dort der Höhepunkt des Sammeleifers der Ameisen zu einer anderen Tageszeit erreicht werden als in der um ca. 34 Breitengrade dem Äquator näherliegenden Erythraea.

Zunächst möchte ich nach meinen Erfahrungen die vielfach ausgesprochene Behauptung bezweifeln, die körnersammelnden Ameisen seien imstande, die Keimung der Samen dadurch, dass sie dieselben trocken halten, zu verhindern. Es ist allgemein bekannt, dass manche Samen schnell, andere erst nach längerer Ruhepause keimen.

Die Zeit, welche ein Same braucht um zu keimen, hängt nicht nur von äußeren Faktoren (Wärme, Feuchtigkeit etc.), sondern auch von inneren Ursachen ab.

Wiesner bezeichnet die Erscheinung, dass ein Same verspätet keimt, als Keimverzug. Die Samen von *Colchicum*, *Robinia*, *Cytisus laburnum* bleiben selbst dann, wenn sie fortwährend feucht gehalten werden, auch nach Jahresfrist noch unaufgequollen, behalten aber dabei ihre Keimfähigkeit. Die Ursache des Nichtkeimens liegt in diesem Fall in der schweren Quellbarkeit der Samenschale.

Als weiterer Faktor für den Keimverzug könnte die im Inneren eines Ameisennestes herrschende Dunkelheit in Betracht kommen. Es mehren sich die Fälle, in welchen mit Gewissheit erkannt wird, dass das Licht für die Keimung gewisser Samen von Bedeutung ist (Kiefernsamen[2]), Samen von *Viscum album*[3]), *Epilobium*-Arten[4]) u. a.).

Endlich gibt es Fälle von Keimverzug, deren Ursachen wir noch gar nicht kennen; es keimen die Samen gewisser *Euphorbia*-Arten, z. B. *E. Cyparissias*, *E. exigua*, trotz günstiger Keimungsbedingungen erst nach Jahren (*E. exigua* erst nach 9 Jahren)[5]). Wenn also ein Beobachter findet, dass die Samen gewisser Pflanzen im Nest einer körnersammelnden Ameise lange Zeit ungekeimt liegen bleiben, so kann dies in dem natürlichen Keimverzug seine Ursache haben und braucht nicht notwendig die Folge einer besonderen Behandlung von Seite der Ameisen sein. Jedenfalls müssten in dieser Hinsicht an Ort und Stelle besondere Versuche angestellt werden.

Was den von mir studierten *Messor barbarus* anlangt, so habe ich die folgende Beobachtung gemacht, welche dagegen spricht, dass die Ameisen die Samen durch Austrocknen (etwa wiederholtes Lüften) an der Keimung hindern.

Ich fand nämlich, dass alle Samen, welche aus dem Nest herausgebracht und an einer sonnigen Stelle deponiert wurden, schon ausgekeimt waren.

Allem Anschein nach werden die Samen erst dann auf den „Trockenplatz“ geschafft, wenn die Keimung schon begonnen hat.

---

2) Nach Haack (Zeitschr. f. Forst- u. Jagdw. 1906, p. 441).
3) Nach Wiesner (Berichte D. Bot. Ges. Bd. XV, 1897, p. 503).
4) Nach eigenen Beobachtungen (nicht veröffentlicht).
5) Nach Winkler (Berichte D. Bot. Ges. Bd. I, 1883, p. 452).

In weitaus den meisten Fällen war die Keimwurzel schon wohl entwickelt. So sah ich besonders ausgekeimte Leguminosensamen, z. B. *Ononis spinosa*, *Medicago* sp., *Spartium junceum*, ferner Gramineensamen u. a., welche in großer Menge zum Trocknen an die Luft gelegt wurden. Die Samen waren meist säuberlich und sorgfältig geschält, und die Schale wurde gleichzeitig von anderen Ameisen am „Schutthaufen" niedergelegt. Die Keimlinge aber wurden erst dann wieder in das Nest zurückgebracht, wenn sie vollkommen trocken waren. Mehrmals legte ich Keimlinge, welche sich noch feucht anfühlten, in die Nähe der Nestöffnung. Schon sehr bald machte sich eine zufällig passierende, gerade unbeschäftigte Ameise darüber her, betastete den Keimling mit den Fühlern und schleppte ihn wieder auf den „Trockenplatz".

Als „Trockenplatz" kommen hauptsächlich ebene Stellen des Bodens in der Nähe der Nestöffnung, aber auch besonders oft der „Schutthaufen" in Betracht. Ohne Zweifel eignet sich der letztere hierzu ganz ausgezeichnet. Die Unterlage ist hier gebildet von zahllosen Spelzen, Samenschalen und anderen pflanzlichen Abfällen, welche durchaus trocken sind und gewissermaßen ein poröses Substrat darstellen. Viele Keimlinge zeigen mechanische Verletzungen, diejenigen der Gramineensamen, z. B. *Triticum repens*, sind an beiden Enden abgebissen. Diese Verletzung kam wahrscheinlich gelegentlich des Schälens zustande.

Es kann wohl kein Zweifel darüber bestehen, dass die der Samenschale beraubten Keimlinge durch das gründliche Austrocknen vollkommen getötet werden. Diesbezügliche sorgfältige Untersuchungen wären allerdings wünschenswert. Bei der Kürze meines Aufenthaltes auf der Insel Arbe war es mir nicht möglich, solche anzustellen. Welchen Zweck nun verfolgen die Ameisen bei diesem Verfahren?

Es ist schon die Vermutung ausgesprochen worden, dass der Vorgang als Mälzprozess aufzufassen sei. Bei der Keimung wird ja bekanntlich die Stärke durch diastatische Fermente in Malzzucker verwandelt. Das Trocknen der Samen an der Sonne würde dann dem bei der Malzbereitung üblichen Darrprozess entsprechen.

Wenn dies der Fall wäre, d. h. wenn die Ameisen auf Gewinnung von Malzzucker (auf dem Weg der Keimung) ausgingen, dann wäre zu erwarten, dass die Unterbrechung des Keimungsvorgangs erst erfolgt, wenn die Umwandlung der Stärke in Zucker vollendet ist. Die mikroskopische Untersuchung der vorgekeimten, entspelzten und ihrer Samenschale beraubten Körner aber zeigt, dass die Zellen des Endosperms noch dicht erfüllt sind mit Stärkekörnern. Der Prozess der Umwandlung von Stärke in Zucker kann eben erst begonnen haben, d. h. die Keimung wird unterbrochen, wenn die Samen durch Quellung die Samenschale gesprengt haben.

Es scheint mir demnach, dass die Keimung für die Ameisen weniger den Zweck hat, Malz zu gewinnen, als vielmehr die Entfernung der Samenschale zu erleichtern. Bei Leguminosensamen ist dies besonders einleuchtend. Es dürfte den Ameisen kaum gelingen, die überaus harte und dicke Samenschale von *Spartium junceum* im trockenen Zustand zu entfernen. Dagegen gelingt dies leicht, wenn die Samen angefangen haben zu keimen. Ich beobachtete, wie schon erwähnt, sehr häufig vollkommen geschälte Leguminosenkeimlinge, welche aus dem Nest auf den „Trockenplatz" geschleppt wurden, und daneben, von anderen Ameisen geschleppt, Samenschalen, welche unzweifelhaft von Leguminosensamen entfernt worden waren. Ob diese Arbeit von einer besonderen Kaste des Ameisenvolkes ausgeführt wird, wäre näher zu untersuchen.

Auch Gramineensamen sind im trockenen Zustand sehr schwer zu schälen, während eben keimende Samen die Spelzen selbst sprengen und dann leicht daraus befreit werden können. — Was geschieht nun weiter mit den vorgekeimten und geschälten Samen, wenn sie an der Sonne getrocknet und schließlich wieder in das Nest zurückgebracht worden sind?

Escherich führt in seinem Buch „Die Ameise" p. 116 aus: „Moggridge beobachtete ferner, dass die Ameisen ... die Samen an die Sonne zum Trocknen brachten und sie endlich wieder in das Nest schafften, wo sie verzehrt wurden".

Ich weiß nicht, ob dies jemals von irgendeinem Forscher tatsächlich beobachtet worden ist. Dagegen weiß ich aus eigener Anschauung, dass *M. barbarus* wenigstens einen Teil der gekeimten und geschälten Körner zu einer teigartigen Masse verarbeitet, welche bisher anscheinend von allen Ameisenforschern übersehen worden ist[6]) und im Haushalt der Ameisen wahrscheinlich eine bedeutende Rolle spielt.

Die erwähnten teigartigen Massen, welche ich in Zukunft kurzweg „Ameisenbrotkrümel" nennen möchte, werden zu gewissen Tageszeiten in großen Mengen aus dem Nest herausbefördert und auf dem Trockenplatz abgelagert. Sie haben große Ähnlichkeit mit Krümeln eines hellen Schwarzbrotes, schwanken zwischen Stecknadel- und Pfefferkorngröße und sind sehr unregelmäßig gestaltet; ihre Farbe ist hellrosa mit einem Stich ins Braune. Im frischen Zustand, d. h. wenn sie eben aus dem Nest herausbefördert worden sind, fühlen sich die „Ameisenbrotkrümel" feucht an, sind knetbar und haben einen überaus bitteren Geschmack, der sich beim Liegen an der Luft mehr oder weniger, wenn auch nicht vollständig, verliert.

Die mikroskopische Untersuchung der Brotkrümel ergibt, dass dieselben aus zerkleinerten Samen bestehen. Welche Samen zur Her-

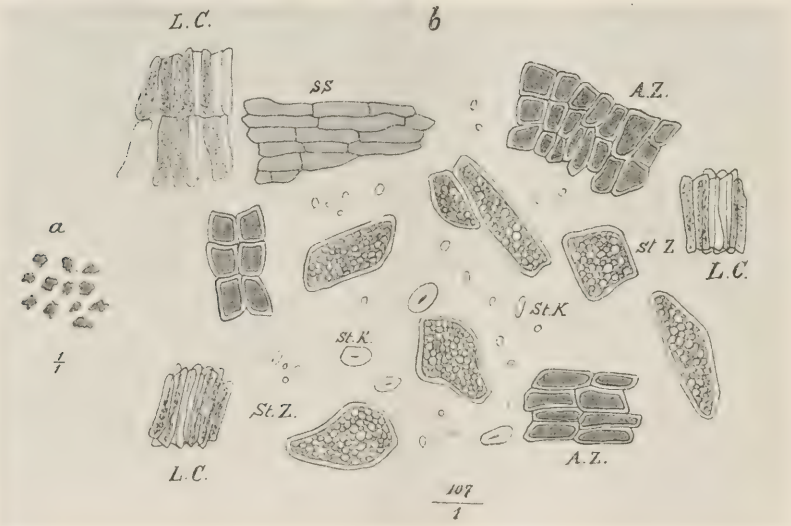
6) Oder vielleicht für Erdkrümel gehalten wurde.

stellung der Brotkrümel verwendet werden, ist meist nicht ganz leicht zu entscheiden, weil die Zerkleinerung soweit geht, dass der charakteristische Gewebebau der verschiedenen Samen oder Keimblätter nicht mehr zu erkennen ist.

Mit Sicherheit konnte ich nur folgende Bestandteile der Ameisenbrotkrümel wieder erkennen:

1. Stärkeführende Zellen von Gramineensamen. Diese Zellen sind stets noch dicht erfüllt mit Stärke und lassen noch keine Spur einer Auflösung durch diastatische Fermente erkennen. Auch geben die Stärkekörner mit Jod noch eine intensiv blauschwarze Reaktion,

Fig. 2.



nicht, wie bei beginnender Umwandlung in Malzzucker und Dextrin, eine rötliche Färbung. Die stärkeführenden Zellen, welche sich in den Ameisenbrotkrümeln vorfinden, sind durch Zerkauen meist soweit isoliert, dass sie einzeln oder zu kleineren Gruppen (von 2—5, seltener mehr) Zellen vereinigt auftreten. Häufig sind auch die Zellen selbst zerbissen, so dass zahlreiche Stärkekörner den übrigen Bestandteilen der Krümel lose beigemengt sind (Fig. 2, *st. Z.* und *St. K.*).

2. Aleuronführende Zellen der Kleberschicht von Grassamen. Diese sind meist nicht soweit zerkleinert, sondern in größeren Kom-

---

7) Die Art war nicht zu erkennen, jedenfalls war es in den mir vorliegenden Krümeln nicht *Triticum repens*, deren Fruchtähren im Bau der *Messor*-Ameisen sonst häufig angetroffen werden.

plexen dem Krümelgemisch beigemengt (Fig. 2, *A. Z.*)[8]). Die unter 1 und 2 beschriebenen Bestandteile bilden häufig die Hauptmasse der Krümel; nicht selten sind die stärkeführenden Zellen in so großer Anzahl vertreten, dass die Blaufärbung durch Jod an aufgeweichten und zwischen zwei Objektträgern zerdrückten Krümeln schon makroskopisch sichtbar wird. In anderen Fällen bilden die Grassamenfragmente nur etwa die Hälfte der Krümelbestandteile oder sie treten auch noch mehr zurück. Ich möchte behaupten, die Grassamenbruchstücke beteiligen sich an der Zusammensetzung der Krümel im gleichen Verhältnis wie die Grassamen selbst an der Summe der von den Schleppern geernteten Samen.

3. Ein weiterer wichtiger Bestandteil der Ameisenbrotkrümel tritt in Form von Komplexen kleiner zartwandiger Zellen auf, welche keine Stärke, sondern nur Eiweiß enthalten. Allem Anschein nach sind dies Fragmente von Leguminosenkotyledonen; als solche kommen besonders in Betracht: *Spartium junceum*, deren Samen sehr viel eingeschleppt werden, deren vorgekeimte Samen auch auf dem „Trockenplatz" eine überaus häufige Erscheinung sind, ferner *Ononiso-*, *Medicago*-Samen u. a. Diese stärkefreien, eiweißreichen Zellen machen oft die Hälfte (oder darüber) der Brotkrümel aus (Fig. 2, *L.K.*).

Außer diesen Bestandteilen, deren Herkunft mit einiger Sicherheit ermittelt werden konnte, treten in den Krümeln noch andere Gebilde auf wie Pflanzenhaare, Fragmente von Gefäßbündeln, Koniferenpollen, vereinzelt auch kleine Erdteilchen sowie Bruchteile anderer nicht näher bestimmbarer Samen.

Die weichen, feuchten Krümel werden von den Ameisen auf den Trockenplatz gebracht und verbleiben dort solange, bis sie knusperig hart wie Zwieback sind. Leider habe ich niemals beobachten können, dass die Krümel in das Nest zurückgeschleppt werden. Dagegen beobachtete ich sehr häufig, dass am Vormittag der Trockenplatz ganz bedeckt war mit Ameisenbrotkrümeln und am Nachmittag war nichts mehr davon zu sehen.

Halbtrockene Krümel, an den Eingang zum Nest gelegt, werden von unbeschäftigten Ameisen erfasst und wieder auf den Trockenplatz befördert. Das Schicksal der getrockneten Krümel mit Sicherheit zu ermitteln, wird den wichtigsten Gegenstand weiterer Untersuchungen bilden. Vorerst müssen wir annehmen, dass die Ameisen die Krümel zu einer gewissen Tageszeit wieder in den Bau zurücktragen; denn es ist nicht wahrscheinlich, dass sie ein so wertvolles Material wie zerkleinerte Samen wie Abfallstoffe behandeln oder sie vollkommen zwecklos ins Freie schaffen, wo die Gefahr besteht, dass die Krümel von anderen Tieren geraubt werden.

---

8) Dazu kommen als unzweifelhaft von Grassamen stammend Fragmente der Samenschale (Fig. 2, *S.S.*).

Freilich, welche Bedeutung das Trocknen der Krümel an der Sonne haben kann, ist nicht ohne weiteres einzusehen. Denn, wie spezielle Versuche ergeben haben, sind die Krümel hygroskopisch und es unterliegt keinem Zweifel, dass sie, in das Nest zurückgebracht, wieder Feuchtigkeit anziehen. Vielleicht aber wird das Trocknen jedesmal wiederholt, wenn die Krümel sich feucht anfühlen.

Es scheint auch nicht ausgeschlossen, dass das Zerkauen der Samen und Befeuchten mit Speichel zusammen mit dem hierauf folgenden Dörren an der Sonne eine Art Sterilisationsprozess darstellt.

Man könnte ferner daran denken, dass das Kauen den Zweck hat, eine innige Mischung der bei der Vorkeimung entstehenden amylolytischen und proteolytischen Fermente mit den reservestoffführenden Zellen zu bewirken und dass die Erwärmung an der Sonne den Lösungsprozess befördern soll.

Indessen sind dies lediglich Vermutungen, für welche vorerst kaum einwandfreie Beweise herbeizuschaffen sein werden.

Dagegen scheint darüber kein Zweifel zu bestehen, dass die aus zerkauten Samen bestehenden Krümel als Reservenahrung oder als Larvenbrot von Bedeutung ist und das Körnersammeln der *Messor*-Arten erscheint jetzt in einem ganz anderen Licht als früher. Denn bei der Zartheit der Kauwerkzeuge der Ameisen war kaum verständlich, dass dieselben sich von solch kompakten Körpern wie Keimlingen ernähren sollten. Aus dem Bau der Mundwerkzeuge geht ja deutlich hervor, dass die Ameisenlarven nur flüssige und halbflüssige, höchstens breiartige Nahrung zu sich nehmen können.

Von diesem Standpunkt aus gesehen erscheinen freilich die an der Luft getrockneten, äußerst knusperigen Ameisenbrotkrümel als eine Nahrung, welche für diese Tiere kaum besser geeignet ist als die rohen Samen oder die getrockneten Keimlinge, selbst dann, wenn sie durch längeres Liegen im Neste wieder Feuchtigkeit angezogen haben. Es liegt nun nahe, anzunehmen, dass bei der weiteren Löslichmachung der in den Brotkrümeln enthaltenen Nährstoffe gewisse Pilze als Fermente eine Rolle spielen könnten.

Soweit ich mit Apparaten, sterilen Nährböden etc. ausgerüstet war, habe ich diesbezügliche Versuche angestellt. Wie zu erwarten war, entwickelte sich eine reiche Pilzvegetation, wenn ausgekeimte und geschälte Samen, welche von Ameisen eben ans Tageslicht befördert worden waren, auf sterile Nährböden übertragen werden[9]). Diese Kulturen boten aber kein besonderes Interesse. Anders liegen

9) Gerade bei Reisen habe ich für derartige Zwecke Freudenreichkölbchen (meist mit Brot gefüllt) als unübertrefflich erprobt. Verunreinigung derselben erfolgt bei dem vorzüglichen Abschluss äußerst selten, und ebenso kommt ein Eintrocknen des Nährsubstrates bei diesen Gefäßen viel seltener vor als in Reagensröhren.

die Verhältnisse, wenn ich Ameisenbrotkrümel mit einem sterilen Instrument einer Ameise abnahm und auf steriles Substrat übertrug; Reinkulturen entstanden in diesen Fällen freilich auch nicht. Aber von sechs Kulturen, welche ich so anlegte, enthielten vier einen und denselben Pilz und zwar eine *Aspergillus*-Art, welche allem Anschein nach identisch ist mit *Aspergillus niger*[10]). Mycel und Sporen dieses Pilzes fand ich auch in einigen Fällen in den Brotkrümeln selbst.

Im übrigen sind die Brotkrümel, wenn sie zum Trocknen an die Sonne gelegt werden, meistens mycelfrei. Wenn demnach diese Frage auch noch lange nicht als entschieden bezeichnet werden kann — ich hoffe später die Versuche unter Anwendung eines viel größeren Apparates von Kulturgefäßen wiederholen zu können —, so gibt das häufige Auftreten eines Pilzes wie *A. niger* sehr zu denken, namentlich wenn die amylolytische und protolytische Wirkung dieses Pilzes in Betracht gezogen wird[11]).

Zum Schluss möchte ich noch kurz einige weitere Beobachtungen mitteilen, welche ich an den körnersammelnden *M. barbarus* machte und welche die Erfahrungen anderer Autoren teils bestätigen, teils ihnen widersprechen. Eine sehr auffallende Erscheinung in der Nähe des Ameisennestes sind diejenigen Tiere, welche damit beschäftigt sind, Blätter verschiedener Pflanzen an der Basis abzubeißen. Diese Gewohnheit wird von Escherich[12]) als eine besondere Eigentümlichkeit der amerikanischen Ernteameisen bezeichnet. Ich habe diesen Vorgang in der Nähe der Nester von *Messor barbarus* auf der Insel Arbe ziemlich häufig beobachtet. Pflanzen, welche in dieser Weise von den Ameisen „zurechtgestutzt" werden, sind: *Triticum repens* (dieses Gras ist überhaupt in der Nähe des Nestes von *M. barbarus* eine sehr häufige Pflanze, was vielleicht damit zusammenhängt, dass Samen bezw. Fruchtstände der Quecke besonders gern und zahlreich eingeschleppt werden, und z. T. bei der Keimung sich zu Pflanzen entwickeln, wenn sie nicht zur rechten Zeit in ihrer Entwickelung gestört werden), ferner eine nicht näher bestimmbare *Centaurea*-Art, *Tunica saxifraga* und *Plantago maritima*, u. a. (Fig. 3). Der Vorgang spielt sich folgendermaßen ab. Die Ameise sucht das Blatt am Blattstiel oder an der

10) Herr Professor Wehmer-Hannover hatte die Güte, den Pilz zu untersuchen und bestätigte meine Bestimmung; ich spreche ihm auch an dieser Stelle für seine freundliche Mühewaltung meinen besten Dank aus.

11) Bei der großen Vorliebe aller Ameisen für zuckerartige Stoffe erscheint es sehr plausibel, dass Samen erst dann Geschmack für den Gaumen dieser Tiere gewinnen, wenn die Reservestärke durch diastatische Fermente in Zucker umgewandelt ist. Da, wie wir gesehen haben, in den geschälten Samen diese Umwandlung noch nicht stattgefunden hat, bedarf es eines weiteren Fermentes, um dieses Ziel zu erreichen, und dies dürfte eben jener Pilz sein.

12) Die Ameise, p. 17.

Basis, kurz da, wo es am schmalsten ist, zu durchbeißen. Große Schwierigkeiten bereiten ihr dabei die Gefäßbündel des Hauptnervs. In der Regel gelingt es ihr nicht, diese glatt durchzubeißen. Wenn das Blatt soweit gelockert ist, dass es nur noch an einigen Bastfasern hängt, ergreift die Ameise das Blatt an der Spitze und zerrt so lange daran — eventuell von einer unbeschäftigten Gefährtin unterstützt —, (zuweilen unter Drehung um die Blattachse) bis auch die Gefäßbündel zerreißen.

Ist ihr dies glücklich gelungen, so wird das Blatt eine Strecke weit vom Nesteingang abseits geschleppt und hier niedergelegt.

In dieser Weise werden manche Pflanzen bis auf den Wurzelhals gestutzt, indem nicht nur die Blätter, sondern auch die Achsen abgebissen und zerstückelt werden. Ich sah Pflanzen von Quecke, welche nur wenig über den Erdboden emporragten; deutlich war an dem Stumpf zu erkennen, dass dies die Arbeit der Ameisen war. Es kann demnach kein Zweifel bestehen, dass es auch in Europa blattschneidende Ameisen gibt, wenn auch in anderem Sinn und wahrscheinlich auch zu anderen Zwecken als bei den bekannten tropischen Blattschneidern allgemein angenommen wird.

Fig. 3.

Welche Bedeutung hat nun dieses Zustutzen der Pflanzen in der Umgebung des Nestes?

Für die nordamerikanischen *Pogonomyrmex*-Arten wird angenommen, dass die Ausrottung der Vegetation im Umkreis des Nestes den Zweck habe, die Beschattung durch diese Pflanzen zu beseitigen.

Bei dem südeuropäischen *Messor barbarus* beobachtete ich aber, dass die abgebissenen Gras- und Laubblätter, wenn sie eine Zeit lang an der Sonne gelegen haben und verwelkt sind, in das Nest geschleppt werden. Wozu sie dort verwendet werden, weiß ich nicht. Im Ameisenbrot fand ich keine Blattfragmente. Jedenfalls aber lässt diese Beobachtung darauf schließen, dass die „Lichtung" des Nestplatzes nicht der einzige Zweck bei der gärtnerischen Tätigkeit dieser Tiere ist. —

Über die Anlage, Reinhaltung etc. der Straßen liegen schon zahlreiche Beobachtungen vor. Ich fand, dass tagelang eine und dieselbe Straße benutzt wird. In einem anderen Fall aber beobachtete ich, dass die Straßen in ziemlich kurzen Zeitabständen gewechselt werden. So habe ich ein Nest in Erinnerung, dessen

Zufuhrweg im Lauf eines Tages zweimal gewechselt wurde. Von welchen Umständen diese Maßregel bestimmt worden war, kann ich nicht sagen.

Zusammenfassung.

In folgenden kurzen Sätzen möchte ich die als unzweifelhaft feststehenden neuen Erfahrungen sowie die Gesichtspunkte, nach welchen fernerhin die Ernährungsfrage der Körnersammler zu behandeln wäre, herausheben:

1. Die Keimung der Samen geht meist nicht über das Quellungsstadium hinaus; in den Samen, welche von den Ameisen geschält und ausgetrocknet (gedarrt) werden, hat noch keine Umwandlung der Stärke in Maltose und Dextrin stattgefunden.
2. Die vorgekeimten, geschälten und gedarrten Samen werden im Nest (von besonderen damit betrauten Tieren?) zerkleinert, zerkaut und zu einem Teig verarbeitet. Dieser Teig wird in Form von Krümeln an die Oberfläche der Erde gebracht und in der Sonne zu Zwiebackkonsistenz getrocknet (Sterilisation?).
3. Da die getrockneten Krümel wegen ihrer Härte sich zur Nahrung wenig eignen und die Reservestoffe immer noch in Form von Stärke- bezw. Aleuronkörnern darin enthalten sind, so erscheint es wahrscheinlich, dass es noch der Enzymwirkung eines Pilzes bedarf, um jene Stoffe in eine dem Ameisengaumen mehr zusagende Form überzuführen. Es ist zu untersuchen, ob der in den Brotkrümeln häufig vorkommende *Aspergillus niger* diese Aufgabe erfüllt.
4. Die *Messor barbarus*-Ameisen sind auch Blattschneider; da sie die abgeschnittenen Blätter in ihr Nest schleppen, so ist anzunehmen, dass sie irgendwelchen Nutzen daraus ziehen. Auch diese Frage ist näher zu untersuchen.

Herrn Koll. Escherich bin ich für die Bestimmung der Ameise, auf welche sich diese Beobachtungen beziehen, sowie für die freundliche fachmännisch-kritische Durchsicht dieser Zeilen sehr zu Dank verpflichtet.

Figurenerklärung.

Fig. 1. Eine kleine Zusammenstellung von Früchten und Samen, welche den Schlepperameisen abgenommen wurden; oberste Reihe (von links nach rechts) zwei Samen von *Pinus halepensis*, Fruchtstand von Weizen, Früchte der *Hedypnois cretica*; zweite Reihe: *Triticum repens* (Teil der Fruchtähre), *Medicago* sp., *Dactylis glomerata* (oberster Teil der Rispe); dritte Reihe: eine *Messor*-Ameise (Körnerträger), Köpfchen von *Centaurea* sp., etc.; in der untersten Reihe in der Mitte zwei Schneckenschalen, rechts eine kleine Zwiebel. ($^7/_{10}$ der natürl. Größe.)

Fig. 2. a) Ameisenbrotkrümel. ($^1/_1$). b) Wichtigste Bestandteile derselben, vergrößert ($^{107}/_1$) und zwar: *st. Z.* = stärkeführende Zellen, *st. K.* = einzelne Stärke-

körner, *A. Z.* = Aleuronführende Zellen der Kleberschicht, *S. S.* = Bruchstücke der Samenschale, *L. C.* = Bruchstücke aus Leguminosen-Cotyledonen.

Fig. 3. Von *Messor barbarus* abgeschnittene Blätter und zwar: zwei Blätter einer kleinen *Centaurea*, ein Blatt von *Plantago maritima*, ein Blatt und ein Blütenstiel von *Tunica saxifraga*, sechs Blätter und Blattfragmente einer kleinen *Plantago*-Art, zwei Blätter eines Grases ($^8/_{10}$ der natürl. Größe)

Zur Physiologie und Pathologie der Chromatophoren.

Von V. Franz (Helgoland).

I. Zur Physiologie der Chromatophoren.

Trophische Reizwirkung auf Chromatophoren.

Da man weiß, dass das Chromatophorensystem in der Haut eines Amphibs oder Fisches innerviert ist, so liegt wohl die Frage nahe, ob es gleich anderen innervierten Geweben — Drüsen, Muskeln — auch trophischen Reizwirkungen unterliegt, d. h. ob es durch stärkere funktionelle Inanspruchnahme, durch Übung, eine Massenzunahme erfährt. Ich glaube, seitdem ich mir jene Frage gestellt, die folgenden Erscheinungen unter dem genannten Gesichtspunkte betrachten zu müssen.

Es gibt Fälle, wo eine dunkle Umgebung des Fisches nicht nur den momentanen Zustand der Chromatophoren beeinflusst, sondern auch dauernd in der Weise wirkt, dass das Pigment an Menge zunimmt. Auf einem dunklen, an Braunalgen außerordentlich reichen Grunde, leben die Schollen (*Pleuronectes platessa*) der westlichen Ostsee. Ihre Färbung ist demgemäß außerordentlich dunkel. Es ist kein Zweifel, dass auch eine Scholle der Nordsee, auf entsprechend dunklem Grunde, dieselbe Farbe annehmen kann. Auf einem Grunde von normaler, hellerer Farbe aber nimmt sie in kurzer Zeit wieder hellere Farbe an; die Ostseeschollen dagegen behalten ihre dunkle Tönung dauernd auch dann, wenn man sie, mit einer Marke versehen, in die Nordsee aussetzt. Denn es hat sich gezeigt, dass eine in der Nordsee wiedergefangene Ostseescholle meist sofort, bevor man die Marke besah, an ihrer dunklen Farbe und etwas rauheren Beschuppung als Ostseescholle erkannt wurde.

Von den Süßwasserfischen sei ein ähnlicher Fall im Anschluss an G. Schneider[1]) erwähnt: Im Obersee bei Reval beobachtete Verf. außer normalen Exemplaren zwei ausgesprochene Farbenvarietäten des Flussbarsches: eine „schwarze“ und eine „weiße“. Schneider deutet diese Variationen zum Teil als Anpassungen, die einen so ausgeprägten Charakter deshalb annahmen, weil der See flach ist und sein Grund daher überall beleuchtet wird. In

1) G. Schneider: Farbenvariationen des Flussbarsches (*Perca fluviatilis*). Korrespondenzblatt des Naturf. Vereins zu Riga 1908. Bd. 51.

der Mitte des Sees ist der Schlamm graubraun, entsprechend der Farbe der normalen Fische. Die weißlichen Barsche können sich an die stellenweise weit ausgedehnten weißen Sandflächen angepasst haben, die dunklen (schwarzen) an Stellen torfigen Grundes. Die Farbenabänderungen unterliegen aber nicht einem schnellen reflektorischen Wechsel, da die Fische auch oft auf solchem Boden gefangen wurden, dem sie durchaus nicht angepasst waren. Auch experimentell wurde keine Farbenänderung innerhalb mehrerer Stunden konstatiert, nicht einmal bei Vivisektion, Tod oder Konservierung in Formalin verloren die Tiere ihre Eigenart. Verf. neigt zu der — m. E. wohl berechtigten — Annahme, dass die Individuen verschiedene Mengen des Pigments besitzen, die sie wohl auf dem Stadium der jungen Brut erwarben.

Die auffallendste Erscheinung aber, welche für eine trophische Reizwirkung auf Chromatophoren spricht, ist bei den allerersten Bodenstadien der Scholle zu konstatieren. Im Mai fängt man bei Helgoland erstens im Plankton junge Schollen, die entweder bereits fertig asymmetrisch, oder doch beinahe so weit sind. Sie schwimmen weder senkrecht noch wagrecht, sondern schräg. Ins Wasserglas gebracht, haften sie am Boden oder an der Gefäßwand fest, sobald sie damit in Berührung kommen: es sind also Tiere, die gerade auf dem Übergangsstadium zwischen dem pelagischen und dem benthonischen Leben stehen. Sie sind glasdurchsichtig, nur mit sehr schwacher, freilich charakteristischer Pigmentierung. Zu gleicher Zeit kann man dieselben Stadien auch bereits vom flachen Sandgrunde ketschern, hier aber haben sie eine sehr hübsche, aus Schwarz, Weiß und Gelbbraun bestehende Pigmentierung angenommen. Die Tatsache ist auch schon von anderen Beobachtern gesehen worden, obwohl m. W. noch nicht publiziert. Es ist klar, dass der Unterschied der Pigmentierung nicht lediglich mit dem Eintritt in irgendein Wachstumsstadium zusammenhängt, sondern vor allem mit dem Übergang zum Leben am Grunde, und es ist sonach sehr wahrscheinlich, dass die veränderten Lichteindrücke, die das Auge erfährt, eine Wirkung auf die Chromatophorennerven auslösen. Dass es sich um eine trophische Wirkung handelt und nicht bloß um eine pigmentomotorische, davon kann man sich mit Hilfe des Mikroskops überzeugen: bei der „Glasscholle“ — diesen Ausdruck wollen wir in Anlehnung an das gebräuchliche Wort „Glasaal“ für die noch durchsichtigen pelagischen Tiere gebrauchen — sind viel weniger Chromatophoren vorhanden als bei der „Pigmentscholle“. Ich entwarf mittelst Zeichenprismas bei etwa 50facher Vergrößerung Skizzen vom Chromatophorenmuster und sah zu, wieviele Pigmentzellen auf der Zeichnung auf einen Kreis von 2 cm Radius entfallen. Es waren ihrer bei vier Glasschollen nur 12—28, bei drei Pigmentschollen dagegen 40—45. Dass es der farbige Sand

ist, der die Pigmentzunahme bewirkt, nicht etwa der Reflex des Festhaftens, zeigen folgende einfache Versuche. Eine Glasscholle wird, wenn man sie in ein Wasserglas auf Sandboden setzt, binnen wenigen Tagen allmählich von einer Pigmentscholle ununterscheidbar durch ständige Zunahme des Pigments. Eine Glasscholle dagegen, die in einem kleinen Wasserglase ohne Sand am Boden gehalten wird, welches seinerseits in seiner Umgebung nur Glaswände hat (von kleinen Kastenaquarien), so dass die Scholle nur entweder helle Lichtreflexe oder noch die grünliche Farbe des Glases sieht, also sich in einem dem freien Meere möglichst ähnlich aussehenden Milieu befindet, zeigte während einwöchentlicher Versuchsdauer keine nennenswerte Zunahme der Pigmentierung. Pigmentschollen endlich, in dem eben bezeichneten Milieu gehalten, zeigen kein Rückgehen der Pigmentierung mehr, höchstens eine Attraktion[2]) (Ballung) des Pigments auf die Zellzentren. Es gibt also in der Pigmententwickelung bei der jungen Scholle einen kritischen Zeitpunkt, der gegeben ist, sobald die Scholle die Farbe des Sandgrundes um sich sieht. In diesem Moment erfolgt die Zunahme der Chromatophorenmenge.

Nun stehen wir allerdings, wenn wir die genannten Erscheinungen als trophische Reizwirkungen auffassen wollen, noch vor einer gewissen Schwierigkeit. Nach den bekannten Erfahrungen über die elektrische Reizung der Chromatophoren sowie über ihre postmortale totenstarre-ähnliche Kontraktion muss man den Zustand der Chromatophoren mit attratiertem zusammengeballtem Pigment als den Zustand der Reizung ansehen, und wenn die Reizung trophisch wirkt, so müsste man erwarten, dass gerade die Tiere, die in helleren Milieus leben, wo sie ihr Pigment auf winzige Punkte anhäufen, eine vermehrte Chromatophorenmenge bekommen. Genau das Gegenteil ist aber der Fall.

Wie ist die Schwierigkeit zu beseitigen?

Leicht zu beseitigen ist sie in dem zuletzt erwähnten Falle, wo die ganz junge Scholle beim Übergang zum Leben am Grunde eine Zunahme der Pigmentierung erfährt. Während des pelagischen Lebens werden wahrscheinlich nur sehr wenige pigmentomotorische Reflexe ausgelöst, von dem Moment des Übergangs zum Bodenleben aber hat das Fischlein die Aufgabe, seine Farbe möglichst ganz genau der Farbe des Grundes anzupassen, und es wird, wenn es seinen Ort verändert, auch seine Farbe verändern müssen. Von jetzt ab fließen also dem Chromatophorensystem viel mehr Innervationen zu als vordem, und es steht durchaus nichts der Annahme im Wege, dass hierdurch, also durch trophische Reizwirkung, die Menge der Chromatophoren vergrößert wird.

2) Vgl. V. Franz: Die Struktur der Pigmentzelle. Biol. Centralbl. 1908.

Wohl kaum schwieriger sind jene Fälle, wo Fische auf dunklem Grunde eine dauernde dunkle, oder auf hellem Grunde eine dauernde helle Farbe annehmen. Wie schon gesagt, könnte man das gerade Gegenteil erwarten. Die Sache liegt aber auch nicht so, dass die maximale Expansion des Pigments zur Vermehrung der Chromatophoren führt, das beweist folgender Versuch, den ich hier noch erwähnen will: Maximale Expansion des Pigments bei jeder einzigen schwarzen Chromatophore tritt ein, wenn man eine Glasscholle blendet[3]), die Tiere, die übrigens die Fähigkeit, Kopepoden zu erhaschen, nicht verloren haben, aber entschieden eine gesteigerte Lebhaftigkeit an den Tag legen, wirken dann recht schwarz; betrachtet man sie aber unter dem Mikroskop, so sieht man, dass die Chromatophorenmenge bei ihnen sich nicht vergrößert hat, sondern nur die einzelnen Zellen maximal expandiert sind. Also die dauernde Expansion der Chromatophoren hat wiederum auch nicht ihre Vermehrung zur Folge. Vermutlich wird die Sache normalerweise so liegen: auf dunklem Grunde sind hauptsächlich die dunklen Chromatophoren tätig, um dem Fisch jeweils nach Möglichkeit die augenblicklich erforderliche Farbe zu geben, auf hellem Grunde aber fließen die meisten namentlich den helleren Chromatophorenarten zu. Ist nun dies der Fall, so ist es mit den Anschauungen über die trophische Wirkung der Reize durchaus vereinbar, dass auf dunklerem Grunde dauernd dunklere, auf hellerem dauernd hellere Varietäten entstehen.

Jedenfalls werden wir also annehmen dürfen, dass das Chromatophorensystem der Fische trophischen Reizwirkungen unterliegt, und dass die beschriebenen Erscheinungen unter diese Kategorie gehören. Sie liefern dann auch eine neue Stütze für die heute wohl schon ziemlich allgemein anerkannte Meinung, dass es keine eigenen trophischen Nerven gibt, sondern vielmehr die motorische Innervation an sich zugleich trophisch wirkt. Denn man kann kaum glauben, dass von den feinen, jede einzelne Pigmentzelle umspinnenden Nervenendigungen die einen pigmentomotorische, die anderen trophische Funktion haben.

3) Es ist erstaunlich, wie gut die Enukleation der Augen von den etwa 1,3 cm langen Tierchen überstanden wird, auch wenn das Tier bei der Operation infolge des Festhaltens (mittelst Fließblatts) offenbar weitere Schädigungen davonträgt, die sich im Opakwerden ganzer Körperteile äußert. Die noch jüngeren, rein pelagischen, symmetrischen Stadien würden an solchen Eingriffen sicher zugrunde gehen, da sie gegen Verletzungen viel empfindlicher sind. Offenbar erhalten die Fischlein beim Übergang zum Leben am Boden, und das heißt bei der Scholle so viel als: in der Brandungszone, auch eine bedeutende Widerstandsfähigkeit gegenüber mechanischen Läsionen.

II. Zur Pathologie der Chromatophoren.

A. Angeborene Anomalien der Pigmentierung.

Gar nicht selten findet man Schollen oder Plattfische anderer Arten, die nicht nur auf der Oberseite (Augenseite) pigmentiert sind, sondern auch auf der Unterseite (Blindseite), sei es, dass diese in ganzer Fläche, oder nur auf mehr oder weniger große Partien hin Chromatophoren führt. Schon viel seltener sind solche Fische, die auf der Oberseite höchst unregelmäßige große, schneeweiße Flecken haben, also Hautstellen, denen das Pigment ganz fehlt, oder auch Flecken von Orangegelb, wo also nur die gelblichen und rötlichen Chromatophoren entwickelt sind, die schwarzen aber fehlen. Es ist ein nicht ganz entfernt liegender Gedanke, den ich im Anschluss an das Vorangehende noch aussprechen möchte, dass derartige, zumeist „angeborene" (wenn auch natürlich erst postlarval auftretende) Pigmentierungsanomalien ihre Ursache in Anomalien im Verlauf der Chromatophorennerven haben mögen. Ich beabsichtige aber im folgenden nicht, diesen Gedanken weiter zu verfolgen, sondern will nur einige höchst augenfällige Erscheinungen erwähnen.

Mir fiel auf, dass Pigmentierungsanomalien der Oberseite bei größeren Schollen viel seltener sind als bei kleineren. Um dieser Aussage eine etwas festere Form zu verleihen, seien einige Zahlen genannt. Unter 1076 Schollen des ersten Jahrganges, die teils von Helgoland, teils von Norderney, teils aus der Ostsee (Eckernförde, Travemünde, Schlutup) stammen und ungefähr 2—8 cm Länge messen, fanden sich 9 solche mit Pigmentierungsanomalien — weißen oder goldgelben, unregelmäßigen Flecken — auf der Oberseite. Der Prozentsatz der auf der Oberseite abnorm pigmentierten beträgt also hiernach 0,84, also annähernd 1. Mag er infolge von „Zufälligkeiten" ein anderesmal größer oder kleiner ausfallen, in jedem Falle wird er größer sein als bei älteren Schollen. Es ist ein Schulbeispiel für die Wirkung der natürlichen Auslese, wie man es nicht schöner wünschen kann. Ganz selten bekommt man wohl auch eine erwachsene Scholle mit unregelmäßiger weißer oder goldgelber oder auch (bei Hypertrophie der schwarzen Chromatophoren) schwarzer Flecken zu Gesicht, die dann trotz ihres sehr auffälligen Farbenmusters ihren Nachstellern entgangen ist. Als im Jahre 1906 der König von Sachsen das Helgoländer Aquarium besichtigte, konnte zufällig eine derartige, sehr dekorativ wirkende Scholle unmittelbar vorher von einem Fischer gekauft werden. Sie lieferte aber den Beweis dafür, dass diese Farbenanomalien das Tier sehr leicht verraten können, indem sie von einem großen *Cancer pagurus* angefallen und gefressen wurde, noch bevor sie ihren Zweck erfüllte. In der Absicht, eine Vorstellung von dem

ungefähren Prozentsatz abnorm pigmentierter größerer Schollen zu gewinnen, habe ich im Juni 1908, als wir mit dem „Poseidon" in 4 Sm. Entfernung westlich Helgoland 16697 erwachsene Schollen fingen, beim Sortieren und Messen der Fische darauf geachtet, wie viele von ihnen auf der Oberseite abnorm pigmentiert seien. Es fanden sich zwei solche. Wenn es sich in diesen Fällen um angeborene Anomalien gehandelt hätte, so wäre ihr Prozentsatz unter diesen Schollen 0,012, also schon viel geringer als bei den Schollen des ersten Jahrganges. Man wird aber richtiger den Prozentsatz hier als absolut Null rechnen müssen, denn in diesen beiden Fällen handelte es sich zweifellos um erworbene Anomalien als Folgen von Verletzung, wie wir sogleich sehen werden.

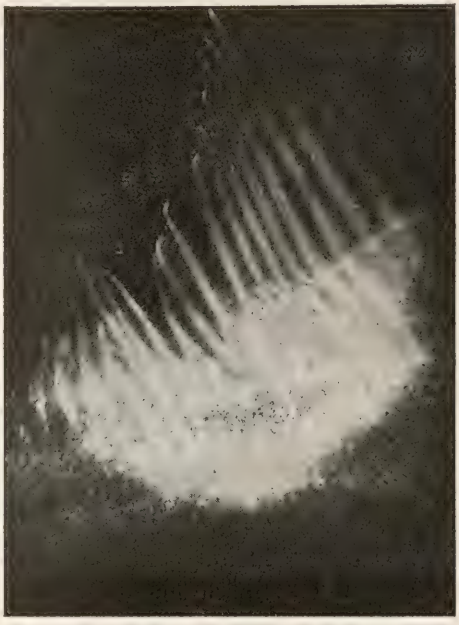


Fig. 1. Narbe und Pigmentierungsanomalie an der Wurzel der Rückenflosse von *Pleuronectes platessa*. Vergr. ca. 3 : 1.

B. Erworbene Anomalien der Pigmentierung.

a) Degeneration des Pigments.

Bei den genannten beiden Fischen zeigte nämlich der „Rücken", d. h. die Kante, an welcher die Dorsale wurzelt, an einer Stelle eine eigenartige Narbe, die auf der Ober- wie Unterseite zu erkennen war und, etwa 1 cm Länge messend, quer zum Rand des Fisches verlief. Außerdem waren dort einige Flossenstrahlen verkürzt und etwas unregelmäßig gebogen. Ich möchte kaum bezweifeln, dass die Narbe von dem Angriff einer Hummer- oder wahrscheinlicher Krabben- (*Cancer pagurus*-) Schere herrührte. Die Wunde mag vielleicht schon vor längerer Zeit beigebracht worden sein. Die Pigmentanomalie, ein unregelmäßiger weißer Fleck, gruppierte sich um jene Stelle und dehnte sich freilich im einen Falle bis über die Seitenlinie aus. Der Schwund des Pigments dürfte erst während der Wundheilung aufgetreten sein, indem der Farbstoff bei dem Regenerationsprozesse verbraucht wurde. Im September 1909 wurden bei Gelegenheit einer „Poseidon"-Fahrt,

die von Helgoland aus in die nördliche Nordsee, dann in den Moray Firth, von hier nach der „Doggerbank“ und wieder zurück nach Helgoland führte, 3008 Schollen gefangen, unter allen befand sich wiederum nur eine abnorm pigmentierte, und sie zeigte abermals eine solche Narbe. Diesmal bin ich in der Lage, eine Abbildung davon zu geben, Fig. 1. Man sieht die Unregelmäßigkeit in den Flossenstrahlen, und die Narbe, umgeben von einem weißen Fleck. Der Pigmentschwund beschränkte sich in diesem Falle auf eine ziemlich kleine Stelle. Ganz sicher ist es zwar nicht, dass das Pigment beim Regenerationsprozess der Wundverheilung verbraucht wurde, denkbar wäre es auch, dass es nach Durchschneidung von Chromatophoren-Nervenästen degenerierte[4]). Wir wollen daher in erster Linie die Tatsachen als solche beschreiben und für die Erklärung zurzeit beide Möglichkeiten offen lassen.

b) Hypertrophie des Pigments.

Vielleicht ist den erwähnten Fällen der folgende Fall einer Pigmenthypertrophie gegenüberzustellen, der der Biologischen Station von der Fischereiinspektion Cuxhafen eingeliefert wurde. Es handelte sich um einen großen Köhler (Kohlfisch, *Gadus virens*), der am Rücken unter der Haut eine „vom Kopf bis zur Rückenflosse sich erstreckende, weiche schwarze Masse“ aufwies. Die schwarze Masse nahm einen Streifen von etwa 3 cm Breite auf der rechten Körperseite, in etwa 3 cm Abstand von der Rückenlinie ein und ging etwa 2 cm tief. Ich untersuchte die Erscheinung mikroskopisch, zuerst frisch (d. h. so frisch, wie noch möglich, denn das Tier mag schon 14 Tage oder mehr auf Eis gelegen haben). Es war eine schleimige Masse, die anscheinend in unendlich viele, größere und kleinere bis allerkleinste Pigmentklumpen bezw. Pigmentkörnchen zerfiel. Die allerkleinsten maßen schätzungsweise 0,0002—0,0001 mm, sie waren etwa noch halb so klein wie die Strichlinien der Mikrometerteilung dick erschienen (Obj. 4, Oc. 7, Winkel). Durchschnitt man jene Stelle mit dem Mikrotom, so sah man dort an Stelle von Muskulatur wieder die großen Pigmentmassen, außerdem erkannte man jetzt, dass dieselben eine ungefärbte, eosinophile, schleimige Grundmasse durchsetzten. Das Schwarz war ganz dasselbe wie das der Hautchromatophoren, und es gab zwischen der normalen Haut und der abnormen Stelle einige schwarze Punkte, bei denen man nicht mehr entscheiden konnte,

4) Anm. b. d. Korrektur. Ich habe seither bei *Gadus morrhua* Durchschneidungen des Tractus opticus (zwecks späterer Feststellung der Riechbahnen durch Degeneration) ausgeführt. Die Körperhaut vor der Schnittstelle zeigte sich am Tage nach der Operation in unregelmäßiger Umgrenzung weißlich (Chromatophorenballung oder -reizung), dann wurde sie sehr dunkel (Chromatophorenexpansion oder -erschlaffung) und blieb so 20 Tage bis zur Beendigung des Versuches.

ob es Pigmentzellen sind oder nicht. Jedenfalls ist die abnorme Pigmentansammlung nicht zellig (vgl. Fig. 2). Eine Analogie dürfte die Erscheinung finden in pigmentreichen Wucherungen, wie sie die Netzhautneuroglia des Auges häufig zeigt. Ich kann, da das Material nicht genügend gut konserviert ist, nicht entscheiden, ob in unserem Falle ein Schwund von Muskulatur vorliegt oder nur eine eigenartige, schleimige Wucherung der Bindegewebssubstanzen. Letztere ist jedenfalls vorhanden, und es ist interessant zu konstatieren, dass hierbei auch das Pigment eine derartige hyper-

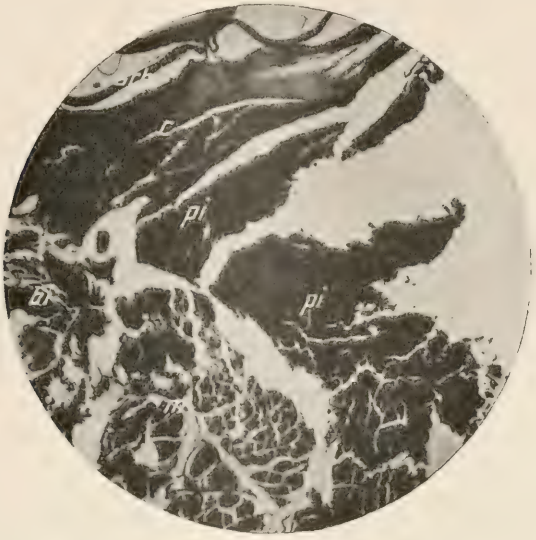


Fig. 2. Schnitt durch die Haut eines *Gadus virens*, mit subkutaner Pigmenthypertrophie.
sch Schuppen, *c* Cutis, *bi* Bindegewebe, *m* Muskulatur, *pi* Pigmentwucherung.

trophische Zunahme erfahren hat. Diese Beobachtungen über die Hypertrophie des Pigments im Verein mit jener über die Degeneration zeigen vielleicht an, dass das Pigment zum Teil die Bedeutung eines Reservestoffes haben kann, und geben wohl Stützpunkte ab für diese neuerdings in bestimmterer Form von G. Tornier[4]) begründete Hypothese.

Schließlich möchte ich noch folgendes besonders hervorheben: Bei den Beobachtungen zur Physiologie wie zur Pathologie des Pigments habe ich zwar versucht, die festgestellten Erscheinungen

4) G. Tornier: Experimentelles über Erythrose und Albinismus in der Kriechtierhaut. Sitzungsber. d. Ges. naturf. Freunde, Berlin, Nr. 4, Jahrg. 1907.
Derselbe: Nachweis über das Entstehen von Albinismus und Melanismus und Neotenie bei Fröschen Zool. Anz. Bd. XXXII, Nr. 9/10.

durch ein geistiges Band zu verknüpfen. Das Gewissere aber sind natürlich auch in meinen Augen nicht die Hypothesen, sondern die Tatsachen selbst. Dies gilt besonders bei den erwähnten pathologischen Fällen.

Das Energieprinzip in der Biologie in der neuesten Literatur.

Von **Aristides Kanitz.**

Mit dem außerordentlichen Anwachsen der Publikationen über biologische Einzelheiten hat die Zahl der Arbeiten zusammenfassender Natur nicht Schritt gehalten. Man weiß, dass bei der unübersehbaren Mannigfaltigkeit des Lebens jeder Theorie Lücken und Widersprüche nachzuweisen sein werden und man will sich der Kritik nicht aussetzen. Darunter leidet aber die allgemeine Biologie. Denn da auch Gedanken sich erst im Kampfe stählen, besteht die Gefahr, dass in der Wissenschaft vom Leben in nicht allzuferner Zeit keine festen Grundanschauungen mehr über das Leben im allgemeinen anzutreffen sein werden.

Wir müssen es deshalb mit Freuden begrüßen, dass Max Rubner sich mit seinem neuesten Werk „Kraft und Stoff im Haushalte der Natur“ [1]) der kleinen und mutigen Schar derer angeschlossen hat, die die vorbezeichnete Entwickelung hintanzuhalten versuchen, indem sie das Lebensproblem in seiner Allgemeinheit zu behandeln versuchen.

Eigene Untersuchungen dienen Rubner als Kardinalpunkte. Zunächst seine bekannte Arbeit, in welcher er den experimentellen Beweis der Gültigkeit des Satzes von der Erhaltung der Energie für die Lebewesen zu erbringen unternommen hat, soweit eben dieser Beweis experimentell geführt werden kann. Sodann neuere zahlenmäßige Relationen: 1. Die großen Verschiedenheiten des täglichen Energieumsatzes, welche auf die Gewichtseinheit bezogen im Tierreich bekannt geworden sind, gleichen sich weitgehend aus, wenn als Einheit die Oberflächeneinheit gewählt wird. 2. Von den Säugern Pferd, Rind, Schaf, Schwein, Hund, Katze wird in der Zeit, bis das Neugeborene sein Gewicht verdoppelt, eine annähernd gleiche Energiemenge umgesetzt. 3. Bei denselben Tieren ist die während der Lebenszeit pro Gewichtseinheit umgesetzte Energiemenge ungefähr gleich groß. Sowohl bezüglich 2 wie 3 macht der Mensch eine Ausnahme, sein Energieumsatz ist ein sehr viel größerer.

Energetische Gesichtspunkte sind es also, die Rubner's Grundlage bilden, und ein starker energetischer Zug geht durch das ganze Werk. Dem Sinn nach, nicht in der Form. Dass wie im Titel auch im Text mit Vorliebe der Ausdruck „Kraft“ anstatt Energie (= Arbeit) gebraucht wird, obwohl wir seit mehreren Dezennien unter Kraft aus-

1) Kl. 8°; 181 S., Leipzig, Akadem. Verlagsges. 1909.

schließlich nur noch den Intensitätsfaktor der Distanzenergie verstehen, würde wenig ausmachen. Bedenklicher ist, wie mit der freien Energie verfahren wird. Hier zwei Stellen: „Diejenige Energieform, welche im Bereich der organischen Welt vor allem eine Rolle spielt, ist die chemische Energie neben der freien Energie, welche in den Pflanzen durch Sonnenstrahlung den Chlorophyllkörnern zugeführt wird. Die Zufuhr chemischer Energie ist die allgemeine Form des Lebens, die Zufuhr freier Energie, ein Spezialfall dieser Erscheinungen" (S. 32). — „Zwei Erscheinungen treten uns bei der Ernährung des Bionten entgegen — Materie (mit chemischer Energie) und freie Energie (Wärme); von beiden ist nur die Materie befähigt zur Ernährung" (S. 42).

In keinem dieser beiden Fälle wird man unter freier Energie das wieder erkennen, als was sie Helmholtz aufgestellt und mathematisch formuliert hat und als was sie zunächst von der Thermodynamik, später von ihrer Nachfolgerin, der Energetik in Gebrauch genommen worden ist.

Am meisten aber muss diese Inkongruenz zwischen energetischem Denken und unenergetischer Form da auffallen, wo Rubner das Zustandekommen des Energiestromes, eines der Kennzeichen des Lebens, erklären will (S. 54—56). Die Stelle schreit förmlich nach dem zweiten Hauptsatz, dieser findet sich aber im ganzen Buche nicht vor.

Wer sich für diesen hochwichtigen Satz, wie für die moderne Energetik überhaupt interessiert, kann sich jetzt in zwei Einführungen Aufklärung verschaffen, die beide, ohne die geringsten mathematischen Anforderungen zu stellen, vorzüglich orientieren. Die eine ist von Alfred Stein[2]) verfasst; sie ist mehr konservativ, hebt die mechanischen Bestandteile, die dem Energiebegriff anhaften, stark hervor. Die andere Einführung ist die Ostwald's[3]). Für uns ist sie die wichtigere, nicht nur deshalb, weil sie im 9. Kapitel die Auflösung der „Materie" zu einem Komplex von Energien virtuos durchführt, sondern weil sie auch eine energetische Theorie der Lebenserscheinungen enthält und dabei darlegt, wie auch das Bewusstsein unter den Energiebegriff gebracht werden kann („Nervenenergie") und dadurch erst die Möglichkeit für eine einheitliche Auffassung der Lebenserscheinungen schafft.

Den neuesten Beleg für die Fruchtbarkeit dieser Anschauungsweise hat Ostwald in den „Großen Männern"[4]) gegeben, in einem Werk, worin die Bedingungen für das Auftreten großer Naturforscher einer systematischen Untersuchung unterworfen werden. Neu ist dieses Problem nicht. Bereits Alph. de Candolle[5]) hat

2) Die Lehre von der Energie (Bd. 257 der Sammlung „Aus Natur und Geisteswelt"), Kl. 8°, 137 S., Leipzig, B. G. Teubner, 1909.

3) Die Energie (Bd. 1 der Sammlung „Wissen und Können"), Kl. 8°, 167 S., Leipzig, J. A. Barth, 1908.

4) 8°, X + 424 S., Leipzig, Akad. Verlagsges. 1909.

5) Histoire des sciences et des savants depuis deux siècles. 2. Ed. Geneve, 1885.

ihm eine Lösung zu geben versucht. Bleiben aber die Erörterungen des großen Pflanzengeographen mehr akademischer Natur, so trifft man bei Ostwald sehr deutliche Hinweise, die sich an die Adresse der Unterrichtsverwaltungen richten.

Auch methodisch verfährt Ostwald völlig abweichend. De Candolle war mit der Neigung seiner Zeit zur Statistik durch seine juristischen Studien vertraut und hat davon verschiedentlich Gebrauch gemacht. Ostwald hingegen nimmt konkrete Beispiele, sichtet den Lebenslauf von zunächst sechs Forschern (J. R. Mayer, Davy, Liebig, Ch. Gerhardt, Faraday und Helmholtz) und findet, dass die außergewöhnliche Begabung in so etwas wie einer auf dem Lebensweg mitgegebenen, beschränkten psychischen Energiemenge (vielleicht korrekter: Fähigkeit zur Energietransformation) besteht, wobei alles darauf ankommt, dass diese Energiemenge im Sinne des zweiten Hauptsatzes unter der geringsten Vergeudung in minderwertige Energiearten seinem Ziele zugeführt wird. Früher Wohlstand mit Unabhängigkeit gepaart, sind die Schmiermittel, welche dabei die Reibung auf ein Minimum reduzieren und eine solche Gedankenmaschine der idealen am nächsten bringen. Ein Ergebnis, welches von den allgemeinen Anschauungen kaum abweichen dürfte. Freilich weiß auch Ostwald keinen rechten Rat gegen die allgemeine Erfahrung, dass ein neuer Gedanke erst dann zur Herrschaft gelangt, erst dann ausreichende Apparate und Institute zu seiner Verfügung erhält, erst dann die Mitarbeiter sich einstellen, wenn die mit dem neuen Denkmittel lösbaren Fragen in großem ganzen schon beantwortet sind.

Die energetische Anschauungsweise bietet den großen Vorzug, dass sie eine hypothesenfreie Darstellung der Geschehnisse ermöglicht. Sie wird deshalb auch nicht überflüssig, wenn die geltenden Hypothesen einmal durch andere abgelöst werden sollten, — oder zur Wirklichkeit werden würden. Die neueste Entwickelung in dieser Richtung findet man in den „Theorien der Chemie“ von Svante Arrhenius[6]), deren soeben erschienene, erweiterte 2. Auflage sich in vieler Beziehung die Verteidigung der Atomhypothese zur Aufgabe gemacht hat, obwohl Arrhenius' Großtat, die elektrolytische Dissoziationstheorie, deren 25. Geburtstag wir vor kurzem feiern konnten, der zufälligen atomistischen Gestaltung, die sie aus ihrer Entstehungszeit behalten hat, vielleicht gar nicht bedarf.

6) Übersetzt von Alexis Finkelstein. X + 233 S., Leipzig, Akad. Verlagsges. 1909.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Der Abonnementspreis für 24 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einsenden zu wollen.

Bd. XXX. 1. März 1910. № 5.

Inhalt: **Wasmann**, Ueber das Wesen und den Ursprung der Symphilie (Schluss). — **Semon**, Der Reizbegriff. — Ostwald, Grundriss der Kolloidchemie.

Über das Wesen und den Ursprung der Symphilie.

(173. Beitrag zur Kenntnis der Myrmekophilen und Termitophilen.)

Von E. Wasmann S. J. (Luxemburg).

(Schluss).

Während Schimmer annimmt, dass *Myrmecophila acervorum* eine im Aussterben begriffene Art, und dass ihr Fehlen im größten Teile Mitteleuropas hierdurch zu erklären sei (S. 417), glaube ich im Gegenteil, dass sie erst in der Ausbreitung von Südosten her begriffen und dass ihre Anpassung an die mitteleuropäische Ameisenfauna erst im Werden ist. Hierfür spricht nicht bloß ihr geographisches Vorkommen, sondern namentlich auch die Tatsache, dass sie in verschiedenen Gegenden ihres Verbreitungsgebietes verschiedene Ameisenarten als „normale Wirte" bevorzugt. Eine derartig lokal schwankende Poikilophilie [13]) trägt sicher nicht den Stempel einer alten, durch lange Vererbung gefestigten und jetzt im Erlöschen begriffenen Anpassung, sondern umgekehrt den Stempel einer relativ jungen, noch nicht definitiv fixierten Anpassung. Vielleicht hängt auch die von Schimmer mit überzeugenden Gründen nachgewiesene parthenogenetische Fortpflanzungsweise von *Myrmecophila acervorum* mit dem Vordringen dieser Art nach Norden zusammen, während die südlichere *M. ochracea* sich noch zweigeschlechtlich fortpflanzt.

1901 (Nr. **115**) hatte ich auf Grund meiner Versuche über die Aufnahme von *M. acervorum* bei böhmischen und bei holländischen *Formica sanguinea* die Ansicht ausgesprochen, dass nicht bloß die „Unerwischbarkeit" dieser Grille und die Reinigungsdienste, die sie den Ameisen leistet, sondern auch eine erbliche instinktive Gewöhnung bestimmter Ameisenarten an jene Gäste den Grund ihrer Duldung bei den normalen Wirten bilde. Hiergegen wendet sich Schimmer (S. 461 ff.), indem er gegen die Annahme eines „Grilleninstinktes" bei den Wirtsameisen von

13) Von *ποίκιλος*, bunt.

Myrmecophila argumentiert und seine negative Schlussfolgerung sogar dahin ausdehnt, dass es überhaupt keinen „Symphilieinstinkt" gebe. Dazu bemerke ich vor allem, dass der Schimmer'sche „Grilleninstinkt" mit der Frage nach der Existenz oder Nichtexistenz eines Symphilieinstinktes gar nichts zu tun hat, weil die vage und schwankende Anpassung von *Myrmecophila* an die Ameisen weit entfernt ist von einem echten symphiletischen Verhältnis und vielmehr demjenigen mancher diebischen Synoeken wie *Lepismina polypoda* sich nähert. Der Umstand, dass die *Myrmecophila* nach Schimmer's interessanten Beobachtungen gelegentlich ihre Wirte sogar nach echter Ameisenart zur Fütterung auffordert (ähnlich wie die *Atemeles* nach meinen Beobachtungen es tun), begründet noch kein echtes Gastverhältnis, weil die Pflege der Grille durch die Ameisen im übrigen ausgeschlossen ist. Selbst Parasiten wie *Antennophorus* reizen durch Streicheln der Kopfseiten ihrer Wirte mittelst der antennenähnlichen, verlängerten Vorderfüße dieselben „nach Ameisenart" zur Heraufwürgung eines Futtersafttropfens, und ähnlich macht es auch *Braula coeca* (nach Pérez), wenn sie auf der Oberlippe einer Honigbiene sitzt. Die Gründe, welche Schimmer gegen die Annahme eines Symphilieinstinktes überhaupt vorbringt, habe ich bereits oben (S. 136ff.) hinreichend widerlegt und brauche hier nicht weiter darauf zurückzukommen.

Dringt man etwas tiefer in das psychologische Problem ein, welches der instinktiven Duldung von *Myrmecophila* bei ihren Wirten zugrunde liegt, so wird man manche Analogien mit der instinktiven Duldung der *Dinarda*-Arten (bezw. Rassen) bei ihren normalen Wirtsameisen finden. Auch hier beruht die Duldung des Gastes im tiefsten Grunde auf seiner „Unerwischbarkeit", welche aus der Trutzgestalt von *Dinarda* entspringt, während sie bei *Myrmecophila* aus der schnellen und seitwärts ausweichenden Bewegungsweise resultiert. Auch leisten die *Dinarda* ihren Wirten manche Reinigungsdienste, indem sie die Ameisenleichen und andere Insektenreste im Neste beseitigen; manchmal nehmen sie auch in diebischer Weise an der Fütterung zweier Ameisen teil (Nr. 85). Bei den *Dinarda*-Formen besteht allerdings eine weit festere und bestimmtere Anpassung an ihre Wirte, indem jede *Dinarda*-Form in freier Natur nur auf eine bestimmte Ameisenart (bezw. Rasse) angewiesen ist und nur bei dieser ihre normale Duldung genießt. Versetzt man aber die *Dinarda* zu fremden Ameisen, so werden sie von diesen oft heftig angegriffen und verfolgt, bis die Wirte entweder gegen den ungewohnten Eindruck, den der neue Gast auf sie anfangs machte, abgestumpft sind und die fruchtlose Verfolgung aufgeben, oder bis es ihnen endlich gelungen ist, die Käfer zu erhaschen und zu fressen. Dabei zeigte sich auch die sonderbare Erscheinung, dass in einem meiner Beobachtungsnester von *Formica sanguinea*, in welchem viele Jahre lang die *Dinarda dentata* in normaler Weise geduldet worden war, eine heftige *Dinarda*-Verfolgung ausbrach, nachdem ich einige Exemplare einer etwas größeren, fremden *Dinarda*, *D. Maerkeli* hineingesetzt hatte, die normalerweise bei *F. rufa* lebt. Letztere waren nämlich von den *sanguinea* und ihren Sklaven, auf welche sie einen ungewohnten und feindlichen Eindruck machten, verfolgt und schließlich aufgefressen worden. Daraufhin dehnten dann die Ameisen jenes Nestes dasselbe Verfahren auch auf ihre normale *Dinarda*-Art, *D. dentata*, aus und setzten die *Dinarda*-Jagd fort, bis sie sämtliche Exemplare ausgerottet hatten (Nr. 59, 95, 164). Diese „öfteren Insulte gegen *Dinarda*" werden auch von Schimmer (S. 464) erwähnt, aber dabei nur Escherich als Quelle genannt. Der tiefere psychologische Sinn dieser Vorgänge dürfte sehr lehrreich sein zur richtigen Beurteilung der analogen Erscheinungen bei *Myrmecophila*. Tatsächlich werden ja die *Dinarda*-Formen bei ihren respektiven *Formica*-Wirten, *D. dentata* bei *F. sanguinea*, *Maerkeli* bei *rufa*, *Hagensi* bei *exsecta* und *pygmaea* bei *rufibarbis* normalerweise indifferent geduldet, und zwar infolge eines erblichen Instinktes, welchen Schimmer vielleicht „*Dinarda*-Instinkt" nennen würde. Es ist die erbliche Gewöhnung der Ameisen an die Sinneseindrücke, die von diesen Gästen ausgehen, was die normale Duldung derselben bewirkt. Diese erbliche Gewöhnung

kann aber, wie meine Versuche gezeigt haben, durch anormale Verhältnisse aufgehoben werden, indem die Ameisen dann durch eigene Erfahrung „lernen", diese Gäste zu verfolgen und zu fangen. Wer wollte aber hieraus den Schluss ziehen, es gebe überhaupt keine erbliche instinktive Duldung von *Dinarda* bei ihren normalen Wirten? Das wäre eine Behauptung, die den Tatsachen ins Angesicht schlagen würde. Aber eben diesen falschen Schluss hat Schimmer aus seinen Versuchen über die internationalen Beziehungen von *Myrmecophila* gezogen. Da unter anormalen Verhältnissen die Aufmerksamkeit der Ameisen in feindlicher Weise auf die *Myrmecophila* gelenkt werden, und es dann den Ameisen auch manchmal wirklich gelingen kann, diese Grillen zu fangen und zu töten, so folgert Schimmer hieraus, dass *Myrmecophila* auch bei ihren normalen Wirten unter normalen Verhältnissen nicht instinktiv geduldet werde; es gebe deshalb keinen „erblichen Instinkt" der *Myrmecophila*-Duldung bei den Ameisen!

Wie unbegründet diese Schlussfolgerung ist, sieht man sofort aus dem Vergleich mit den ebenerwähnten analogen Vorgängen bei *Dinarda*. Die Ameisen sind keine „Reflexmaschinen", und deshalb kann auch ihre erbliche Gewöhnung an bestimmte Sinneseindrücke, welche die normale Duldung von *Dinarda* und von *Myrmecophila* zur Folge hat, durch neue Sinneseindrücke aufgehoben werden, indem mittelst der individuellen Erfahrung der Ameise neue Assoziationen sich bilden, welche die instinktive Handlungsweise der Ameisen abändern, modifizieren. Aber folgt hieraus etwa, dass der betreffende Instinkt, welcher auf diesem Wege modifiziert worden ist, gar nicht existiert habe? Das ist eben der falsche Schluss, welchen Schimmer gezogen hat. Wollte man wegen der gelegentlichen Modifizierung eines Instinktes infolge der individuellen Erfahrung des Tieres den betreffenden Instinkt einfach leugnen, so müsste man folgerichtig die Existenz aller erblichen Instinkte bei den Ameisen und im Tierreich überhaupt leugnen; denn diese Instinkte sind keine mechanischen Automatismen, sondern werden durch die Sinnesempfindung und die Sinneserfahrung des Tieres geleitet und können deshalb, namentlich unter anormalen Verhältnissen, mannigfache Abänderungen und Störungen in ihrer Äußerungsweise erleiden. Dies ist beispielsweise auch beim Brutpflegeinstinkte der Ameisen der Fall, dessen Betätigung durch anormale Einflüsse so gestört werden kann, dass die Ameisen ihre eigenen Larven auffressen, oder dass sie krüppelhafte Zwischenformen von Weibchen und Arbeiterinnen (Pseudogynen) statt der normalen Weibchen erziehen. Will man deshalb etwa die Existenz eines Brutpflegeinstinktes bei den Ameisen in Abrede stellen? Ich glaube hiermit Schimmer's Beweisführung in bezug auf den „Grilleninstinkt" auf ihren wahren Wert zurückgeführt zu haben. Die Momente, welche von Seite der *Myrmecophila* ihre Behandlungsweise durch die Ameisen begründen, hat er recht gut dargelegt. Aber das psychische Korrelat dieses Problems von seiten der Wirte hat er ganz vernachlässigt und ist deshalb zu irrtümlichen Schlussfolgerungen gelangt. Gegen die Annahme eines Symphilieinstinktes hat er dadurch jedenfalls nicht das geringste bewiesen.

Als Schlussergebnis dieses Abschnittes stelle ich den Satz auf: Die Symphilieinstinkte der Ameisen (bezw. der Termiten) sind im Laufe der Stammesgeschichte erworbene, erblich gewordene Differenzierungen und Spezialisierungen des allgemeinen Brutpflege- und Adoptionstriebes jener geselligen Insekten. Wegen ihrer erblichen Beziehung auf die Adoption und die Pflege bestimmter echter Gäste sind sie als „besondere Instinkte" zu betrachten. Ihre Annahme ist zur Erklärung der einschlägigen Tatsachen notwendig.

3. Der Ursprung der Symphilie und die „Amikalselektion".

Die Symphilie beruht auf Anpassung fremder Insektenarten an die Symbiose mit Ameisen (bezw. Termiten). Sie ist das Ergebnis eines Entwickelungsprozesses, durch welchen frühere Synoeken oder sogar Synechtren[14]) allmählich eine höhere Stufe des Gastverhältnisses erstiegen. Der Anpassungsprozess, dessen Ergebnis die heutigen symphyletischen Beziehungen sind, ist von einer doppelten Seite zu betrachten: von Seite der Gäste und von Seite der Wirte.

Von seiten der Gäste umschließt er die Entwickelung jener morphologischen und biologischen Anpassungscharaktere, welche sie zu „echten Gästen" machen: die Ausbildung bestimmter äußerer Exsudatorgane (Trichome, Hautporen, Hautgruben, Exsudatknospen) und innere Exsudatgewebe (Fettgewebe, Drüsengewebe, Blutgewebe, vgl. Nr. **134**), sowie auch jener Instinkte der Gäste, durch welche sie in geselligen Verkehr mit ihren Wirten treten und sich deren gastliche Pflege sichern (aktive Mimikry in der Ameisenähnlichkeit des Benehmens, namentlich des Fühlerverkehrs und der Aufforderung zur Fütterung, in der Körperhaltung der Käfer (*Lomechusa, Atemeles*) und ihrer Larven etc.). Auf seiten der Wirte entspricht dieser Entwickelung der Anpassungscharaktere der Gäste eine bestimmte Differenzierung und Spezialisierung des Adoptions- und Brutpflegeinstinktes, welche vielfach zur Entstehung erblicher Symphilieinstinkte führte.

Die Beziehung zwischen der Entwickelung der Anpassungscharaktere der Gäste und der entsprechenden Instinkte der Wirte ist stets als eine reziproke zu denken, die auf wechselseitiger Beeinflussung beruht. Indem jene Gäste, welche eine höhere Ausbildung der symphilen Exsudatorgane und Exsudatgewebe erreichten, eine eifrigere Pflege von Seite ihrer Wirte genossen, erhielten sie immer günstigere Bedingungen für die Vererbung und Weiterentwickelung ihrer Anpassungscharaktere; indem andererseits die Wirte ihre Pflege immer eifriger bestimmten echten Gastarten zuwandten, wurden auch jene Instinktmodifikationen der Wirte, die sich auf die Symphilenpflege bezogen, immer mehr spezialisiert und gesteigert.

I. Betrachten wir nun die Faktoren für die Entwickelung der Symphilie etwas näher, und zwar zuerst von seiten der Gäste.

a) Den grundlegenden Faktor für diese Entwickelung bilden jene organisch-psychischen Eigentümlichkeiten, welche bei den Vor-

14) Über den doppelten Ursprung der Symphilie vgl. schon **130**, S. 90. Wie aus ursprünglich feindlich verfolgten Eindringlingen zuerst geduldete Einmieter und dann echte Gäste werden können, zeigt sich besonders schön an der Familie der Paussiden (Nr. **76**, **133**, **142**, **143**, **157**).

fahren der heutigen Symphilen die Ausbildung bestimmter Exsudatorgane und Exsudatgewebe sowie die Anknüpfung gastlicher Beziehungen zu Ameisen oder zu Termiten ermöglichten; mit anderen Worten: die eigentümlichen organisch-psychischen Konstitutionen der Stammformen. So müssen wir beispielsweise für die Stammform der *Lomechusini* voraussetzen, dass sie die Anlage zur Verbreiterung der Körperform, zur Erweiterung und Aushöhlung des Halsschildes, zur reichlichen Entwickelung lateraler Trichome an den Abdominalsegmenten und zur Hypertrophie des Fettgewebes besaß; in der Beschaffenheit ihres Nervensystems musste ferner die Disposition zur Erwerbung einer aktiven Ameisenmimikry, namentlich eines ameisenähnlichen Fühlerverkehrs, liegen. Alle diese Anlagen sind aber in den allgemeinen Eigentümlichkeiten des Kurzflüglertypus, wenngleich nur schwach ausgeprägt, schon vorhanden und boten deshalb die erforderlichen Anknüpfungspunkte für die Entwickelung der Symphilie bei den *Lomechusini*. Wenn ich diese Anlagen als „innere Entwickelungsgesetze" bezeichne, so meine ich offenbar damit nichts „Mystisches" oder „Übernatürliches", wie Escherich, Plate und andere befangene Kritiker mir wiederholt untergeschoben haben; denn die organisch-psychische Konstitution der Stammformen unserer Symphilen ist ihrerseits wiederum als das Endergebnis eines vorausgegangenen natürlichen Entwickelungsprozesses zu denken, durch welchen die Familien- und Gattungseigentümlichkeiten der betreffenden Stammformen im Laufe der Phylogenese sich spezialisiert haben. Ebenso wie die Entwickelung der Färbung und Zeichnung der Insekten bestimmten inneren Gesetzen unterliegt, so unterliegt auch die Entwickelung der Körperform, des äußeren Hautskelettes mit seinen Trichomen und diejenige der Körpergewebe der Insekten bestimmten organischen Gesetzen, welche für die Anpassungscharaktere der Ameisengäste und Termitengäste die Grundlage bilden. Einige Beispiele werden dies erläutern.

Die Fühler der Paussiden zeigen die Eigentümlichkeit, unter den myrmekophilen Anpassungsverhältnissen die normale Gliederzahl (11) in der verschiedensten Weise zu reduzieren bis auf 10, 6 (5) oder 2 Glieder, indem die benachbarten Glieder untereinander verwachsen; dabei kann die nur mehr eingliedrige Fühlerkeule alle nur denkbaren Gestalten annehmen. Bei keiner anderen Käferfamilie treffen wir eine so hohe Modifikationsfähigkeit der Fühlerbildung, und wir müssen deshalb annehmen, dass sie in der „organischen Konstitution", in den „inneren Entwickelungsgesetzen" der Paussiden in besonderer Weise begründet ist und dadurch ihre Mitglieder zu den mannigfaltigsten symphilen Anpassungen befähigt. Ferner zeigt der Kopf der Staphyliniden in den Unterfamilien der Aleocharinen und der Paederinen eine auffallende Neigung zur

Verlängerung statt zur Verbreiterung, wenn er im Vergleich zum Halsschild an Umfang zunehmen und dadurch den relativ großen Ameisenkopf „nachahmen" soll; nur dadurch ist es erklärlich, weshalb wir bei den Dorylinengästen des Mimikrytypus aus dieser Familie, bei *Mimeciton*, *Ecitophya*, *Dorylomimus*, *Dorylostethus*, *Ecitonides* u. s. w., welche die Körperform ihrer Wirte imitieren, einen exzessiv verlängerten, aber nur schwach verbreiterten Kopf als Abbild des betreffenden Ameisenkopfes antreffen (Nr. **164**).

b) Von den grundlegenden Faktoren, die wir in den inneren Entwickelungsgesetzen der Stammformen gefunden haben, wenden wir uns jetzt zu den treibenden Faktoren der Stammesentwickelung bei den echten Gästen der Ameisen und der Termiten. Es boten sich hier eine Reihe verschiedener Entwickelungsmöglichkeiten, die nur in der Anlage vorhanden und in ihren Grenzen vorbestimmt waren; aber wir müssen nun die Künstlerhand suchen, welche aus diesem Rohmaterial die oft so abenteuerlichen Gestalten der Symphilen, die bei Formen wie *Spirachtha* und *Termitomimus* selbst die abenteuerlichste Phantasie übertreffen, herausgemeißelt hat.

Für die Entwickelung der Exsudatorgane und Exsudatgewebe der echten Gäste müssen wir wohl vor allem eine direkte Reizwirkung als fördernden Faktor annehmen, indem jene Körperteile der Gäste, an denen sie von ihren Wirten hauptsächlich beleckt werden, durch den auf die Trichome und Hautporen ausgeübten Reiz zur rascheren Zellvermehrung angeregt wurden. In diesem Sinne kann man hier wohl den beliebten Satz des Lamarck'schen Prinzips der direkten Anpassung anwenden: „la fonction crée l'organe." Diese Reizwirkung allein erklärt jedoch nicht in ausreichendem Maße die so mannigfaltige und hochgradige Entwickelung jener symphilen Anpassungscharaktere. Wir müssen für letztere auch verschiedene Formen der Selektion zu Hilfe nehmen und ihnen einen bedeutenden Anteil an dem hypothetischen Entwickelungsprozesse der echten Gäste zuschreiben.

Die Personalselektion, das Überleben der passendsten Individuen, diente zur Ausmerzung der minder gut ausgerüsteten Konkurrenten, welche für die oft gewaltsame Behandlung durch die Ameisen minder widerstandsfähig waren und ihren Wirten auch einen zu geringen Pflegereiz boten, weshalb sie schlechter ernährt wurden. Auch die Germinalselektion Weismann's konnte in diesen Entwickelungsprozess eingreifen, indem sie jene Keimesanlagen der Gäste verstärkte und befestigte, welche auf die Steigerung der symphyletischen Beziehungen sich bezogen. Eine Hauptrolle spielt jedoch die Amikalselektion, d. h. die positive instinktive Zuchtwahl, welche von den Ameisen und den Termiten gegenüber ihren echten Gästen ausgeübt wurde.

c) Schon 1897 (Nr. 60) hatte ich den Begriff der Amikalselektion aufgestellt, um die so ungeheuere Mannigfaltigkeit der Fühlerbildung bei den *Paussini* und *Clavigerini* zu erklären. Dieselbe übertrifft an Vielgestaltigkeit und Abenteuerlichkeit sogar die Produkte der künstlichen Zuchtwahl des Menschen an den verschiedenen Taubenrassen. Sie macht den Eindruck einer von bestimmten „Geschmacksrichtungen" geleiteten Auslese, welche bei den Ameisen und Termiten selbstverständlich nur als eine instinktive Bevorzugung der ihnen angenehmeren Gastformen gedacht werden kann, nicht aber als eine auf ästhetischen Motiven beruhende, bewusst zielstrebige Auslese, wie bei der künstlichen Zuchtwahl des Menschen.

Ich hatte dann 1904 (Nr. 143, S. 258ff.) und 1906 (Nr. 157, S. 380ff.) des Näheren gezeigt, dass wir die spezifische Differenzierung der Fühlerformen in der Gattung *Paussus* durch die Naturzüchtung Darwin's nicht hinreichend zu erklären vermögen. Durch die Naturauslese konnten nur die minder zweckmäßigen Fühlerformen als nicht existenzfähig ausgemerzt werden; die strenge Anpassungsnotwendigkeit, die diesem Prozesse zugrunde liegt, musste auf die Einförmigkeit der Fühlerbildung bei *Paussus* hinarbeiten, auf die Heranzüchtung einer einzigen oder weniger Fühlerformen, die als Exsudatorgane und Transportorgane sich am „zweckmäßigsten" erwiesen. Die Tatsachen bieten uns aber das gerade Gegenteil hiervon, nämlich eine ungeheuere Mannigfaltigkeit der Fühlergestalten. Letztere muss daher einen anderen Grund haben, und diesen suchte ich in der instinktiven Vorliebe der Ameisen für gewisse Formen der Fühlerkeule bei ihren *Paussus*, und auch heute noch vermag ich keine bessere Erklärung für jene Erscheinung zu finden als die ebenerwähnte „Amikalselektion".

Dieselbe unterscheidet sich von der Naturzüchtung dadurch, dass sie kein bloß negativer Faktor - - das Überleben des Passendsten — ist, sondern eine positive Auslese darstellt, welche die Wirte gegenüber ihren Gästen ausüben. Dieselbe geht so weit, dass z. B. *Formica sanguinea* und *rufa*, wie ich in meinen Beobachtungsnestern wiederholt konstatierte (Nr. 162. S. 290), unter zahlreichen *Lomechusa*, die man ihnen zugesellt, meist nur ein oder höchstens zwei Pärchen zur „Nachzucht" auslesen, indem sie nur diese Pärchen zur Kopula gelangen lassen, die übrigen dagegen nicht; letztere sind dann schließlich gezwungen, das Nest zu verlassen und andere Kolonien ihrer Wirtsart zur Fortpflanzung aufzusuchen. Hieraus erhellt, dass die Amikalselektion als positive Selektionsform durchaus verschieden ist von der Naturalselektion, und sich weit mehr der künstlichen Zuchtwahl nähert, welche der Mensch gegenüber seinen Haustieren ausübt. Sie unterscheidet sich von letzterer jedoch dadurch, dass sie eine instinktive, keine intelli-

gente Auslese ist. Von der Sexualselektion Darwin's ist die Amikalselektion dadurch verschieden, dass sie nicht auf die Züchtung von sekundären Geschlechtsdifferenzen, sondern von symphilen Anpassungscharakteren gerichtet ist.

Die Naturalselektion behält ihre Bedeutung hauptsächlich für jene Anpassungscharaktere der echten Gäste, welche die passive Dauerfestigkeit derselben gegenüber der Behandlung durch ihre Wirte bewirken. Hierher gehört z. B. die breite, kräftige Körpergestalt von *Lomechusa*, die Standfestigkeit ihrer Beine, durch die sie sich auf der Unterlage festzuklammern vermag, wenn die Ameisen sie fortschleppen wollen, ferner auch die starke Verdickung der aufgebogenen Halsschildränder, welche, wie meine Beobachtungen an *Atemeles* gezeigt haben, durch die kräftigen *Formica*-Kiefer sonst leicht verletzt werden könnten, u. s. w. Aber für jene Charaktere, welche die Symphilen zu „Lieblingen" ihrer Wirte machen und durch welche die Gäste eine instinktive Anziehungskraft auf letztere ausüben, glaube ich der Amikalselektion wenigstens die Hauptrolle zuschreiben zu müssen.

In welcher Beziehung steht nun die Amikalselektion zum Symphilieinstinkt? Der Symphilieinstinkt ist der Träger der Amikalselektion. Letztere ist nichts weiter als eine Funktion des ersteren; denn sie stellt die züchtende Wirkung dar, welche der Symphilieinstinkt der Ameisen und der Termiten auf die Entwickelung ihrer echten Gäste ausgeübt hat und noch ausübt. Daher wird durch die Amikalselektion auch die direkte Anpassung der Gäste an ihre Wirte bewirkt, welche hauptsächlich auf der Entwickelung der Exsudatorgane und Exsudatgewebe beruht; denn die letztere haben wir oben als eine Folge des Reizes kennen gelernt, welcher bei der Beleckung der Gäste durch die Wirte auf die Organe der ersteren ausgeübt wird. Dass die Fütterung der Gäste aus dem Munde ihrer Wirte und die Brutpflege ihrer Larven durch die Wirte in den Bereich der Amikalselektion fällt, bedarf wohl keiner weiteren Erörterung.

Wir dürfen daher mit Recht den Satz aufstellen:

Die echten Ameisengäste und Termitengäste sind ein Züchtungsprodukt des Symphilieinstinktes ihrer Wirte vermittelst der Amikalselektion.

d) Es erübrigt noch, einige Einwendungen zu prüfen, welche gegen die Annahme einer Amikalselektion erhoben worden sind.

Escherich 1902 (Algerische Myrmekophilen S. 659) meinte, es sei nur bildlich und in gewissem Sinne anthropomorphistisch gesprochen, wenn man die Symphilen „Züchtungsprodukte der Ameisen" nenne; deshalb müsse man sich dieser Ausdrucksweise besser gänzlich enthalten, da sie sonst zu Missverständnissen führen könnte.

Hierauf ist zu erwidern, dass die Züchtung der echten Gäste durch ihre Wirte allerdings insofern nur bildlich zu verstehen ist, als jene Züchtung keine absichtliche, zielbewusste, sondern nur eine instinktive, des Zweckes unbewusste, Auslese darstellt. Die „Missverständnisse", welche Escherich befürchtet, sind dadurch wohl hinlänglich beseitigt. Sonst müsste man aus demselben Grunde a fortiori den Ausdruck „Naturzüchtung" als missverständlich ablehnen, weil bei dieser Selektionsform nicht einmal eine instinktive Züchtungstendenz von seiten des „Züchters" vorliegt. Letztere Ausdrucksweise ist also in noch höherem Grade „bildlich und anthropomorphistisch", und doch ist sie zu allgemeiner Geltung gelangt.

Ferner glaubt Escherich, es sei überhaupt unberechtigt, die „Amikalselektion" als eine besondere Form der Selektion aufzustellen; denn sie sei nicht verschieden von der Naturalselektion. „Überall, wo zwei verschiedene Organismen in irgendwelche Verbindung treten, finden solche ‚Amikalzüchtungen' statt. Auch wo Pflanzen mit Tieren miteinander in Beziehung treten, ist ähnliches zu beobachten, z. B. bei den fleischfressenden Pflanzen, und hier kann man doch gewiss nicht von einer ‚Amikalselektion' reden. Die auffallende Färbung von *Nepenthes* und die Honigdrüsen auf dem Rande der Kanne sind auch, wenn wir wollen, Züchtungsprodukte der honigsuchenden Insekten, trotzdem sie lediglich dazu dienen, letztere in die Falle, aus welcher es kein Entrinnen mehr gibt, zu locken."

Hierauf erwidere ich folgendes. Dass die Amikalselektion, d. h. die instinktive Zuchtwahl, welche die Ameisen (und Termiten) gegenüber ihren echten Gästen ausüben, verschieden ist von der Naturalselektion, geht bereits aus ihrem Begriffe als einer positiven, vom Instinkte der Ameisen (Termiten) geleiteten Auslese hervor; die Naturalselektion dagegen ist ein rein negativer Faktor; sie besagt bloß das Überleben des Passendsten durch die Ausrottung des Unpassenden oder minder Passenden. Das von Escherich selbst gewählte Beispiel wird dies beleuchten. Dass die Insekten die auffallende Färbung von *Nepenthes* und die „Honigdrüsen" auf dem Rande ihrer Kanne „gezüchtet haben", bedeutet mit anderen Worten bloß, dass jene *Nepenthes*, welche bessere Lockmittel besaßen, in höherem Maße von Insekten besucht wurden und dadurch im Kampfe ums Dasein einen Vorteil vor ihren Mitbewerbern hatten. Aber in diesem Vorgange ist keineswegs eine aktive Züchtung der Eigenschaften der Pflanze durch die Insekten eingeschlossen. Von „Amikalselektion" kann daher hier keine Rede sein. Die Parallele, welche Escherich zwischen der Züchtung der Lockmittel von *Nepenthes* durch die Ameisen, und der Züchtung der

Exsudatorgane von *Lomechusa* weiterhin zieht, weist daher eine klaffende Lücke auf. Letztere Organe werden nicht bloß — wie Escherich allerdings behauptet —, durch die Naturalselektion gezüchtet, sondern sie sind auch das Produkt der direkten Reizwirkung, welche durch die Beleckung von Seite der Ameisen auf jene Organe der Gäste ausgeübt wird; sie sind ferner ein Produkt der instinktiven Pflege, welche die Ameisen ihren echten Gästen angedeihen lassen. Hier können wir demnach wirklich von „Amikalselektion" sprechen, bei *Nepenthes* dagegen nicht.

Ebensowenig hat auch die von Escherich ebendaselbst erwähnte „Züchtung" von *Sitaris* durch *Anthophora* irgend etwas mit „Amikalselektion" zu tun. Hier haben wir eine rein einseitige Anpassung eines Parasiten an den Brutraub in den Bienennestern; die Bienen müssen sich rein passiv dazu hergeben, die Triungulinus-Larven von *Sitaris*, die sich auf den Blüten an sie anklammern, in ihre eigenen Nester zu tragen. Escherich's Frage, „brauchten wir da etwa noch einen Faktor wie Amikalselektion zu Hilfe zu nehmen", war deshalb vollständig entbehrlich.

Ich glaube, hiermit Escherich's Einwendungen gegen die Annahme einer Amikalselektion hinreichend widerlegt zu haben. Übrigens hatte ich dieselben bereits 1903 (Nr. **134**, S. 308) als nicht beweiskräftig zurückgewiesen.

Ferner hat mein geschätzter Kollege Dahl 1907[15]) eingewendet, die „Amikalselektion" sei identisch mit dem von ihm schon 1884 aufgestellten Begriffe der „Überentwickelung", wonach eine Eigenschaft, welche zunächst gewisse Vorteile gewährt, bei ihrer Weiterentwickelung schließlich sogar Nachteile erzeugen kann. So verhalte es sich auch mit der *Lomechusa*-Zucht der Ameisen; die Überentwickelung derselben habe schließlich für die Züchter selbst zu verderblichen Folgen geführt.

Auch hier liegen wiederum Begriffsverwechslungen vor, wie ich bereits 1908[16]) gezeigt habe. Der Begriff der Überentwickelung hat mit dem Begriffe der Amikalselektion an sich gar nichts zu tun. Die Amikalselektion beruht auf dem Symphilieinstinkte der Ameisen, auf ihrer erblichen Neigung zur Pflege und Zucht bestimmter ihnen angenehmer Tierarten. Sie ist die durch jenen Instinkt bewirkte Auslese, welche die Entwickelung der Anpassungscharaktere der Symphilen aktiv fördert. Die nachteiligen Folgen, welche jener Instinkt bei der *Lomechusa*-Zucht für die Ameisen hat, gehören offenbar gar nicht in die Betrachtungsweise der Amikalselektion von seiten der Gäste, sondern von seiten der Wirte,

15) Die Redeschlacht in Berlin über die Tragweite der Abstammungslehre (Naturw. Wochenschr. 1907, Nr. 40. Separat, Jena 1908).

16) Zur Diskussion über die Tragweite der Abstammungslehre (Naturw. Wochenschr. 1908, Nr. 4).

mit der wir uns unten näher zu beschäftigen haben. Dass die Folgen der Amikalselektion in manchen Fällen — jedoch nicht allgemein, wie bereits oben im ersten Teile dieser Arbeit gezeigt wurde — für die Wirte selber nachteilig sind, beweist wohl, dass der Symphilieinstinkt der Ameisen einer für sie selber schädlichen Überentwickelung fähig ist, aber es beweist keineswegs, dass der Begriff der „Amikalselektion" mit dem Begriffe der „Überentwickelung" zusammenfällt, wie Dahl behauptet.

Der Begriff der „Hypertelie" ist bereits 1883 durch Brunner von Wattenwyl[17]) für gewisse, über das Ziel hinausschießende Mimikryfälle aufgestellt worden. Er bezeichnet die Überentwickelung von ursprünglich zweckmäßigen Eigentümlichkeiten bis über die Grenze der Zweckmäßigkeit hinaus. Dahl hingegen will den Begriff der Überentwickelung nur für jene Fälle gelten lassen, wo die Weiterbildung einer anfangs nützlichen Eigenschaft schließlich nicht bloß indifferent, sondern für ihre Besitzer sogar schädlich wird[18]). Nur dadurch unterscheidet sich seine „Überentwickelung" von der „Hypertelie" Brunner's. Solche Überentwickelungen kommen allerdings bei sehr verschiedenen Organen und Instinkten im Tierreich vor: bei den Hauern im Oberkiefer des Hirschebers, welche die Oberlippe durchbohren, bei den Augen mancher männlicher Spinnen, welche exzessive Größenverhältnisse annehmen können (Dahl), bei der Sklavenzucht der Ameisen, welche in manchen Fällen die parasitische Degeneration der Herrenart herbeiführen kann, bei der Symphilie der Ameisen, welche manchmal die Wirtskolonien schwer schädigen kann, u. s. w. Von der Form der Selektion, durch welche die betreffende Überentwickelung eingeleitet wurde, ist der Begriff der Überentwickelung gänzlich unabhängig; denn sowohl die Naturalselektion als die Sexualselektion als die Amikalselektion können zu Überentwickelungen führen. Letztere beruhen einfach auf der „Nichtumkehrbarkeit phylogenetischer Prozesse" (Dollo). Es war deshalb von Dahl völlig verfehlt, den Begriff der Amikalselektion deswegen ablehnen zu wollen, weil er mit Überentwickelung „gleichbedeutend" sei! Ebensowenig als wir den Begriff der Sklavenzucht (Dulosis) bei den Ameisen mit dem Begriff der Überentwickelung verwechseln dürfen, weil die Sklavenzucht einer Überentwickelung fähig ist, ebensowenig darf man den Begriff der Amikalselektion deshalb für überflüssig erklären, weil der Symphilieinstinkt, auf

17) Über hypertelische Nachahmungen bei den Orthopteren (Verh. Zool. Bot. Ges. Wien 1883, S. 247—249).

18) So fasst er diesen Begriff wenigstens neuerdings in der Naturw. Wochenschr. 1908, Nr. 11, S. 163, um ihn von Brunner's Hypertelie zu unterscheiden. Früher (Die Notwendigkeit der Religion, 1886, S. 35ff.) war von einer solchen Unterscheidung noch keine Rede.

welchem die Amikalselektion beruht, eine Überentwickelung aufweisen kann. Hiermit dürften Dahl's Einwände gegen die Annahme einer „Amikalselektion" erledigt sein.

Die Ausdehnung, welche H. Friedmann 1904[19]) dem Begriffe der Amikalselektion gegeben hat, indem er ihn auf alle friedlichen Beziehungen zwischen verschiedenen Organismenarten ausdehnte, hat mit dem ursprünglichen Begriff dieses Wortes wenig zu tun und scheint mir nur zu Unklarheiten zu führen. Als Amikalselektion im eigentlichen Sinne darf man nur die Züchtung bestimmter echter Gäste oder Koloniegenossen durch den Symphilieinstinkt ihrer Wirte bezeichnen. Diese Erscheinung kommt aber, soweit bisher bekannt, nur in den Staaten der Ameisen und der Termiten vor.

[Die soeben in die Definition der Amikalselektion eingefügten Worte „oder Koloniegenossen" sind nötig geworden durch die neue, recht gut begründete Exsudattheorie N. Holmgren's, welche auch die Züchtung bestimmter Kasten im Termitenstaate auf die Amikalselektion zurückführt. Die Grundlage ist hierbei dieselbe wie bei der Züchtung der echten Gäste, nämlich die Ausscheidung von angenehmen Exsudaten durch die Pfleglinge, durch welche die Wirte (Ammen) zu einer bestimmten Pflegeweise derselben gereizt werden. Ich werde demnächst in einer eigenen Arbeit auf die neue Exsudattheorie Holmgren's zurückkommen. (Auf den Korrekturbogen beigefügt. E. W.)]

Wir haben bisher die Entwickelung der Symphilie inbezug auf die Gäste betrachtet; wenden wir uns nun zur Betrachtung des korrelaten Entwickelungsprozesses von seiten der Wirte.

II. Der im zweiten Teil der vorliegenden Arbeit (S. 132ff.) erbrachte Nachweis, dass es tatsächlich bestimmte erbliche Symphilieinstinkte bei den Ameisen gibt, welche stammesgeschichtliche Differenzierungen und Spezialisierungen des allgemeinen Brutpflege- und Adoptionsinstinktes darstellen, braucht hier nicht wiederholt zu werden. An dieser Stelle haben wir nur zu erwägen, wie diese Instinkte entstanden sein können, und in welchem Verhältnis sie zur Selektionstheorie stehen.

a) Wir müssen für die stammesgeschichtliche Entwickelung jener Instinkte innere, grundlegende und äußere, treibende Faktoren unterscheiden. Die grundlegenden Faktoren sind bereits im ersten und zweiten Abschnitte (S. 131ff.) dargelegt worden. Der Symphilieinstinkt beruht auf einer Ausdehnung des Geselligkeits- und Brutpflegetriebes der Ameisen auf bestimmte fremde Tierarten; er ist daher aus dem letzteren ursächlich hervorgegangen. Seine zweite Grundlage ist der Nahrungsinstinkt der Ameisen, der

19) Die Konvergenz der Organismen, S. 187 ff.

sich in ihrer Naschhaftigkeit äußert, in ihrer Vorliebe für die angenehmen Exsudate der Gäste. Wenn letztere auch keinen Nährwert besitzen wie die zuckerhaltigen Exkremente der Aphiden, so bieten sie doch eine angenehme Reizquelle, und eben wegen dieses Reizes hegen und pflegen die Ameisen ihre echten Gäste. Falls wir daher bei der Entwickelung der Symphilieinstinkte der Ameisen von „inneren Entwickelungsgesetzen" reden, so meinen wir damit nichts anderes als die ebenerwähnten Grundinstinkte der Ameisen, aus deren Kombinierung und Differenzierung die heutigen Symphilieinstinkte hervorgingen. Also auch hier bedeuten die inneren Entwickelungsgesetze nichts Mystisches oder Mysteriöses, sondern etwas durchaus Natürliches, was ich meinen Kritikern nochmals bemerken möchte.

b) Zu diesen inneren, grundlegenden Faktoren mussten sich für die Entwickelung des Symphilieinstinktes aber auch äußere, treibende Faktoren gesellen; und diese müssen wir auch hier vor allem in der direkten Reizwirkung suchen, welche die Gäste auf die instinktiven Anlagen ihrer Wirte ausübten, also im Lamarck'schen Prinzip der direkten Anpassung. Wenn auch auf seiten der Wirte keine besonderen morphologischen Anpassungscharaktere an die Pflege ihrer echten Gäste sich ausgebildet haben, so spezialisierten sich doch ihre Instinkte in ganz bestimmter Richtung, indem die eine Art diese, die andere jene Symphilen vorzugsweise pflegte und dadurch allmählich einen erblichen Instinkt zur Pflege und Zucht bestimmter echter Gäste erwarb. Dass wir die Entstehung solcher erblicher Symphilieinstinkte annehmen müssen, wird durch die Existenz derselben hinreichend bewiesen. Aber wie sie sich durch Vererbung erworbener Eigenschaften ausbilden konnten, das ist eine andere Frage, die schwieriger zu lösen ist. Schon oben (S. 137) wurde darauf aufmerksam gemacht, dass man sich gegen die Möglichkeit einer solchen Entwickelung keineswegs auf das beliebte Axiom berufen kann: „die Arbeiterinnen pflanzen sich nicht fort, also können sie auch keine individuellen Instinkteigentümlichkeiten vererben." Denn durch die Parthenogenese der Arbeiterinnen ist eine solche Vererbung wohl möglich[20]), welche durch das Keimplasma der Männchen vermittelt wird, die von den Arbeiterinnen erzeugt werden. Da ferner die jungen Weibchen (manchmal selbst die alten Königinnen) an der Gastpflege in den Nestern teilnehmen, ist auch eine direkte Beeinflussung des Keimplasmas der Weibchen keineswegs ausgeschlossen, wenn man nicht mit Weismann jeg-

20) 1891 (Nr. 21, S. 219) glaubte ich diese Erklärung ablehnen zu müssen. Seither habe ich mich jedoch davon überzeugt, dass die Parthenogenese bei Ameisen auch unter natürlichen Verhältnissen häufiger vorkommt, als man früher annahm (vgl. Nr. 149 u. 161).

lichen physiologischen Zusammenhang des Somas mit dem Keimplasma leugnet. Jedenfalls ist die Vererbung erworbener Eigenschaften der einzige Weg, auf welchem die tatsächliche Existenz der Symphilieinstinkte erklärt werden kann.

c) Dies führt uns auf das Verhältnis der Selektion zu jenem Entwickelungsprozess. Bei der Entstehung solcher Instinkte der Arbeiterinnen, welche für die Erhaltung der betreffenden Kolonien und der ganzen Art nützlich sind, kann ohne Zweifel die Naturalselektion eingreifen, um eine bestimmte Entwickelungsrichtung, die durch die inneren Faktoren bereits in ihren Anfängen vorhanden ist, durch ihre negative Auslese zu fördern. Denn jene Ameisenweibchen, in deren Keimplasma die Anlage zu zweckmäßigeren Instinkten der Arbeiterinnen latent war, vermochten existenzfähigere Kolonien zu gründen und hatten deshalb einen Vorteil im Kampfe ums Dasein, indem sie auch selber leichter und sicherer zur Fortpflanzung gelangten als andere Weibchen, die mit den von ihnen gegründeten Kolonien zugrunde gehen mussten. So können wir uns die Entwickelung der Instinkte der Arbeiterinnen durch Vermittlung des weiblichen Keimplasmas bei jenen Arten, in denen die morphologische und biologische Arbeitsteilung schon so weit fortgeschritten war, dass die Weibchen nicht mehr an den Tätigkeiten der Arbeiterinnen teilnahmen[21]), auf dem Wege der Naturalselektion vorstellen[22]). Dies gilt z. B. für die Differenzierung der Nestbauinstinkte innerhalb der Gattung *Formica*; ferner auch für die Entstehung des so sonderbaren Instinktes der Weberameisen aus den Gattungen *Oecophylla*, *Polyrhachis* und *Camponotus*, ihre eigenen Larven als „Webschiffchen" beim Nestbau zu benutzen. Es ist sehr wahrscheinlich, dass diese Instinktmodifikationen ursprünglich nicht zuerst bei den Weibchen auftraten, sondern bei den Arbeiterinnen, und zwar anfangs durch rein zufällige individuelle Erfahrung. Die Vererbung erworbener Eigenschaften darf auch hier nicht außer acht gelassen werden; aber dass jene neuen Instinktabänderungen der Arbeiterinnen erblich befestigt und in bestimmter Richtung weitergebildet wurden, dürfte doch großenteils auf Rechnung der Naturalselektion kommen, welche jene Weibchen bevorzugte, welche zweckmäßigere Instinktanlagen der Arbeiterinnen in ihrem Keimplasma enthielten.

Für die Entwickelung der Symphilieinstinkte bei den Ameisen und den Termiten versagt jedoch dieser Entwickelungsfaktor gänzlich; denn die Pflege und Zucht bestimmter echter Gäste bringt den Ameisenkolonien keinen nachweisbaren Nutzen, wenn sie dieselben auch, wenigstens in den meisten Fällen, nicht in nennens-

21) Für jene Instinkte, die den Weibchen und Arbeiterinnen gemeinsam sind, ist die Erklärung selbstverständlich noch einfacher.

22) Vgl. hierüber schon Nr. 21, S. 220ff.

wertem Maße schädigt. Jener Differenzierungsprozess des Adoptions- und Brutpflegetriebes der Ameisen, der zur Entwickelung bestimmter Symphilieinstinkte führte, kann deshalb nicht von der Naturalselektion geleitet worden sein.

Die Amikalselektion, welche wir oben als einen Hauptfaktor für die Entwickelung der Symphilie auf seiten der Gäste kennen lernten, ist mit dem Symphilieinstinkt der Wirte sachlich identisch und kann daher ebenfalls an und für sich nicht als ein „Entwickelungsfaktor" des Symphilieinstinktes betrachtet werden: die Amikalselektion ist eine Funktion des Symphilieinstinktes, nicht umgekehrt. Insofern jedoch durch die Amikalselektion die symphilen Anpassungscharaktere der Gäste sich immer vollkommener entwickelten, wurde auch der Symphilieinstinkt der Wirte in bestimmter Richtung gesteigert und spezialisiert, indem der Pflegereiz, welchen die Gäste auf ihre Wirte ausübten, immer stärker und immer einseitiger determiniert wurde. In dieser Hinsicht kann man demnach die Amikalselektion auch als ein förderndes Moment für die Entwickelung bestimmter Symphilieinstinkte bezeichnen.

d) Sehen wir uns nun zum Schlusse das Verhältnis, welches zwischen Amikalselektion und Naturalselektion besteht, etwas näher an. Die Beziehungen, welche zwischen diesen Faktoren in der Entwickelung der Symphilie von seiten der Gäste obwalten, wurde bereits oben (S. 166ff.) dargelegt: hier baut die Amikalselektion auf der Naturalselektion auf und steigert und vervollkommnet den Anpassungsprozess der Gäste an ihre Wirte. Ganz anders gestaltet sich jedoch das Verhältnis dieser beiden Faktoren zueinander, wenn wir die Entwickelung der Symphilie von seiten der Wirte betrachten: hier tritt die Amikalselektion unabhängig von der Naturalselektion auf, ja sie tritt ihr sogar vielfach feindlich entgegen!

Sobald man einmal anerkennt, dass es bestimmte Symphilieinstinkte gibt, welche durch die stammesgeschichtliche Differenzierung des Geselligkeits- und Brutpflegetriebes der Ameisen in bezug auf bestimmte echte Gäste entstanden sind, ist diese Folgerung unvermeidlich. Die Pflege der Symphilen bringt den Wirten selber keinen Nutzen, in manchen Fällen sogar offenbaren Schaden. Die Entwickelung der Symphilieinstinkte der Ameisen muss daher völlig unabhängig von der Naturalselektion erfolgt sein. Letztere musste im Gegenteil auf die Unterdrückung und Ausmerzung jener spezifischen Gastpflegeinstinkte hinarbeiten, sobald dieselben auch nur anfingen, sich für ihre Besitzer schädlich zu erweisen; denn wenn bereits die minimalsten Variationen nach der positiven Seite hin Selektionswert besitzen

Weismann), so kann man ihnen denselben auch nach der negativen Seite hin nicht absprechen, ohne eine handgreifliche Inkonsequenz zu begehen.

Ich schließe hieraus: Wäre die Naturzüchtung „allmächtig", so könnte es überhaupt keine spezialisierten Symphilieinstinkte bei den Ameisen geben. Dieselben existieren aber trotzdem; also ist die Naturzüchtung nicht allmächtig, sondern vielfach geradezu ohnmächtig.

c) Gegen diese Schlussfolgerung sind namentlich von Escherich und Dahl Einwendungen erhoben worden, welche wir hier noch kurz prüfen wollen.

1898 (*Paussus turcicus*, S. 62ff.) wollte Escherich den Satz, dass die Amikalselektion gegen die Allmacht der Naturalselektion spreche, dadurch widerlegen, dass er die Prämisse meiner Beweisführung, nämlich „die Annahme eines spezialisierten Symphilieinstinktes" bekämpfte. Dass ihm dieser Gegenbeweis nicht gelungen ist, wurde bereits oben (im 2. Teile dieser Arbeit S. 132ff.) zur Genüge bewiesen. Ich brauche daher auf diesen Einwand Escherich's hier nicht mehr zurückzukommen.

1902 (Algerische Myrmekophilen, S. 656ff.) wandte er sich abermals gegen die Annahme eines besonderen Symphilieinstinktes und einer Amikalselektion. Ersteren erklärte er für identisch mit dem Brutpflegetrieb der Ameisen, letztere für identisch mit der Naturalselektion. Diese beiden Punkte seiner Beweisführung sind bereits oben (S. 132ff. und S. 169ff.) widerlegt worden und bedürfen deshalb keiner nochmaligen Berücksichtigung. Aber es kommt hier noch ein neues Moment hinzu, das ich 1898 (Nr. **92**) und 1901 Nr. **118**, S. 740ff.) besonders hervorgehoben hatte. Da Escherich von der Behauptung ausgegangen war, der Symphilieinstinkt sei kein „eigener Instinkt", sondern bloß eine Ausdehnung des Brutpflegeinstinktes auf fremde Tiere, so hatte ich zu zeigen gesucht, dass auch durch diese Annahme die der Selektionstheorie entgegenstehenden Schwierigkeiten hier nicht beseitigt würden. Denn die Selektion müsse, wenn sie „allmächtig" sei, nicht bloß der Entstehung eines besonderen, für seine Besitzer schädlichen Instinktes erfolgreich entgegenwirken, sondern auch der Ausdehnung eines an sich nützlichen Instinktes auf schädliche Objekte.

Diese Voraussetzung enthielt allerdings einen doppelten Irrtum bezüglich des Symphilieinstinktes. Der erste Irrtum lag darin, dass sie den Symphilieinstinkt identisch sein ließ mit dem Brutpflegeinstinkte der Ameisen, während letzterer doch nur eine der Wurzeln des ersteren ist. Der zweite Irrtum lag in der Annahme, dass die Symphilie schlechthin etwas für die Ameisen Schädliches sei, während sie doch in Wirklichkeit etwas an sich Indifferentes ist, das aber manchmal (durch Überentwickelung) zu schäd-

lichen Folgen für die Ameisen führen kann. Diese Voraussetzung war nur als „argumentum ad hominem" von mir gebraucht worden, um mich dadurch auf Escherich's Standpunkt zu stellen. Ich hatte darum 1898 (Nr. **92.** S. 515) folgendermaßen argumentiert:

„Wenn z. B. bei einem Tiere der Instinkt sich entwickelte, angenehm schmeckende Giftpflanzen zu fressen, obwohl dieselben sich dem Tiere als schädlich erweisen, so wird man nicht leugnen können, dass diese Erscheinung in direktem Widerspruch mit den Prinzipien der Selektionstheorie stehe." Um diesen Beweis zu entkräften, hatte Escherich 1899 (Zool. Centralbl. Nr. 1) folgendes geltend gemacht:

„Nur da kann die Selektion wirksam sein als umbildendes Prinzip, wo die schädlichen oder überhaupt die veränderten äußeren Einflüsse auf die ganze Art (alle Individuen) gleichmäßig einwirken, nicht aber da, wo nur einige wenige Individuen davon betroffen werden. Nach Wasmann wäre ja auch jedes Schaf, das Pflanzen mit Cercarien frisst, ein Beweis gegen die Selektionstheorie; und viele andere parasitische und toxische Krankheiten müssten der Selektionstheorie das Todesurteil sprechen, wollte man die letzten Konsequenzen aus den Wasmann'schen Anschauungen ziehen. Auch die Symphilie ist nichts anderes als eine parasitäre Infektionskrankheit, von der die verschiedenen Ameisenkolonien (Individuen 5. Ordnung nach Verworn) befallen werden."

Hiergegen hatte ich schon 1901 (Nr. **118**, S. 741) folgende drei Momente geltend gemacht:

„Erstens. Es ist nicht richtig, dass die Selektion nur dort als umbildendes Prinzip wirksam sein könne, wo die veränderten äußeren Verhältnisse auf die ganze Art gleichmäßig einwirken. Es genügt völlig, dass sie auf eine bestimmte Individuengruppe innerhalb der Art einwirke; diese Gruppe kann sich dann zu einer neuen Varietät, zu einer neuen Rasse und schließlich zu einer neuen Art unter den veränderten neuen Einflüssen entwickeln."

„Zweitens. Es wird mir niemals einfallen zu behaupten, dass — wie Escherich mir nahelegen möchte — jedes Schaf, das mit Cercarien besetzte Pflanzen frisst, oder jede parasitäre oder toxische Krankheit einen Beweis gegen die Selektionstheorie bilde. Escherich hat hier ganz verschiedene Dinge miteinander verwechselt. Die Vorliebe der Ameisen für bestimmte echte Gäste und die Neigung zur Erziehung derselben ist ein erblicher Instinkt bei den betreffenden Ameisenarten, also ein erbliches Gemeingut der ganzen Spezies . . . Wie Escherich einen derartigen erblichen Instinkt mit Schafen vergleichen kann, die zufällig mit Cercarien

besetzte Pflanzen fressen oder mit einer parasitären oder toxischen Krankheit, das ist mir völlig unverständlich."

„Drittens. Der von Escherich durch Sperrdruck hervorgehobene Satz: ‚Auch die Symphilie ist nichts anderes als eine parasitäre Infektionskrankheit, von der die verschiedenen Ameisenkolonien (Individuen 5. Ordnung nach Verworn) befallen werden' — ist durchaus unhaltbar. Er wird bereits durch die Tatsache widerlegt, dass nicht der allgemeine Adoptionstrieb der Ameisen, sondern ganz bestimmte spezifische Instinkte, welche sämtlichen Kolonien einer Art oder einer Rasse eigen sind, die nächste Grundlage der Symphilie bilden." (Folgen die Beispiele.)

Von diesen drei Sätzen bedarf der zweite und der dritte keines weiteren Kommentars mehr. Denn die Existenz bestimmter Symphilieinstinkte wurde im obigen (im 2. Teile dieser Arbeit) gegen alle Einwendungen festgestellt; ebenso wurde auch (im 1. Teile S. 129) gezeigt, dass es völlig falsch ist, die Symphilie als eine parasitäre Infektionskrankheit der Ameisenkolonien zu bezeichnen. Letzteres hat auch Escherich selber 1902 (S. 661—662) zugestanden, indem er daselbst anerkannte, dass Symphilie und Parasitismus voneinander verschieden seien. 1906 (Die Ameise, S. 171) kehrt jedoch dieser Irrtum, allerdings in milderer Form, bei ihm wieder, indem er die Symphilie für eine „soziale Krankheit" der Ameisenkolonien erklärte. Dass auch diese Ansicht unhaltbar ist, wurde oben (S. 130) zur Genüge gezeigt. Es bleibt also nur der erste der obigen drei Sätze zur weiteren Erörterung übrig.

Gegen diesen hatte Escherich 1902 (S. 661) eingewendet, die Selektion könne erst dann der *Lomechusa*-Zucht bei den Ameisen entgegenwirken, „wenn die Existenz der Art durch *Lomechusa* wirklich gefährdet ist". Er trat hiermit bereits den Rückzug an von seiner 1899 aufgestellten, entwickelungstheoretisch unhaltbaren Behauptung, dass die Selektion nur dann umbildend wirken könne, wenn alle Individuen einer Art den umbildenden Einflüssen unterliegen. Aber auch dieser Rückzug ist misslungen, wie ich schon 1903 (Nr. 134, S. 308) aus Weismann nachgewiesen habe, welcher es in seinen „Vorträgen über Deszendenztheorie" (I, S. 121 ff.) als durchaus irrtümlich bezeichnet, „wenn man eine Verbesserung der Existenzlage einer Art durch Naturzüchtung nur dann für möglich hält, wenn dieselbe in ihrem Bestand schon bedroht ist". In der Tat muss nach den Prinzipien der Selektionstheorie jeder noch so geringe Vorteil oder Nachteil, der mit einer Eigenschaft verknüpft ist, den erforderlichen Angriffspunkt zur Züchtung oder zur Elimination derselben bieten. Ich schloss daher hieraus schon damals (S. 309):

„Die Naturzüchtung musste von jeher jene Kolonien von *Formica* (bezw. die Keimesanlage jener *Formica*-Weibchen)

bevorzugen, welche keine oder nur eine geringere Neigung zur *Lomechusa*-Zucht hatten; daher konnte die Neigung zur *Lomechusa*-Pflege niemals zu einem erblichen Gemeingut ganzer Spezies werden, wie sie es tatsächlich doch geworden ist. Dass die Ameisen in den *Lomechusini* — und vielleicht noch in manchen anderen ihrer Symphilen — tatsächlich „ihre schlimmsten Feinde selber züchten", scheint mir daher auch heute noch in offenbarem Widerspruch mit der „Allmacht der Naturzüchtung zu stehen". — Auch 1910 bin ich noch derselben Ansicht und werde sie beibehalten müssen, bis man sie mit besseren Gründen als bisher zu widerlegen vermag.

Die Einwendungen, welche Dahl 1907[23]) gegen meine Ausführungen über das Verhältnis zwischen der Amikalselektion und der Naturalselektion erhob, gehen davon aus, dass er den Begriff der Amikalselektion mit jenem der „Überentwickelung" identifiziert. Die Irrtümlichkeit dieser Begriffsverwechslung wurde schon oben (S. 170) hinreichend nachgewiesen. Die Symphilieinstinkte der Ameisen, die in der Amikalselektion sich betätigen, sind zwar der Überentwickelung fähig, wie so manche andere Organe und Instinkte im Tierreich es sind; aber deshalb fällt doch nicht der Begriff der Amikalselektion mit dem Begriffe der Überentwickelung inhaltlich zusammen. Übrigens ist es nach meiner Ansicht ein evidenter Beweis gegen die „Allmacht der Naturzüchtung", dass es solche „Überentwickelungen" gibt, durch welche ursprünglich nützliche oder doch wenigstens indifferente Eigenschaften auch dann noch in derselben Richtung sich weiterentwickeln, nachdem sie für ihre Besitzer bereits schädlich geworden sind. Dies trifft aber bei der *Lomechusa*-Zucht der Ameisen zu; man kann daher mit Recht sagen, „dass hier die Amikalselektion über die Naturalselektion den Sieg davon getragen hat" (Nr. **157**, S. 346).

Diese Erscheinung ist nur eines der zahlreichen Beispiele für die „Nichtumkehrbarkeit phylogenetischer Prozesse". Ein anderes Beispiel bietet die Entwickelung der Sklavenzucht (Dulosis) bei den Ameisen. Hier handelt es sich um eine ursprünglich nützliche instinktive Eigenschaft, nämlich um die Sitte, durch den Raub und die Erziehung fremder Arbeiterpuppen die eigene Kolonie zu verstärken. Solange die Herrenart noch ihre ursprünglichen Instinkte bewahrt und nicht in gänzliche soziale Abhängigkeit von ihrer Sklavenart gerät, mag die Naturzüchtung wenigstens beitragen zur Weiterentwickelung der Dulosis. Sobald jedoch die Überentwickelung dieses Instinktes seine Besitzer auf die Bahn der parasitischen Degeneration geführt hat — z. B. bei *Strongylognathus*

23) In seiner Rede auf dem Diskussionsabend am 18. Februar. Siehe Wasmann, Der Kampf um das Entwickelungsproblem in Berlin, 1907. S. 83, woselbst auch meine Erwiderung beigefügt ist.

testaceus —, müssen wir vielmehr sagen: die Naturzüchtung vermochte die Überentwickelung der Dulosis nicht zu verhindern trotz ihrer für die Erhaltung der Art nachteiligen Folgeerscheinungen. Also erweist sie sich auch hier nicht als „allmächtig", sondern ebenso wie bei der Überentwickelung des Symphilieinstinktes als ohnmächtig.

Ganz ähnlich verhält es sich auch mit der Entwickelung des sozialen Parasitismus bei den Ameisen. Die Sitte mancher Ameisenweibchen (von *F. truncicola*, *exsecta*, *consocians*, *microgyna* etc.), ihre neuen Kolonien mit Hilfe von Arbeiterinnen einer verwandten fremden Art (*F. fusca*, *incerta* u. s. w.) zu gründen, scheint auf den ersten Blick eine höchst nützliche Errungenschaft zu sein; denn jene Weibchen gewinnen dadurch tüchtige Gehilfinnen für die Erziehung der ersten Arbeitergenerationen ihrer Kolonie, welche daher gleich von Anfang an stärker und volkreicher werden kann, als wenn die Königin allein ihre erste Brut hätte aufziehen müssen. Aber schon in ihrem Ursprung ist jene Sitte keineswegs günstig für die Selektionstheorie. Sie setzt nämlich voraus, dass die betreffenden Ameisenweibchen die Fähigkeit zur selbständigen Koloniegründung verloren haben[24]). Dieser Verlust ist aber in seinen Folgen ein sehr bedenklicher „Fortschritt". Wo der temporäre soziale Parasitismus noch fakultativ ist, z. B. bei *Formica rufa*, indem die Königin ihre neuen Niederlassungen meist noch durch Zweigkoloniebildung mit Hilfe von Arbeiterinnen der eigenen Art gründet, können die nachteiligen Folgen des Verlustes der Fähigkeit, selbständig neue Kolonien zu gründen, noch nicht hervortreten. Wir sehen ja auch tatsächlich, dass diese große acervikole *Formica*-Art sehr häufig ist und ungeheuer starke, volkreiche Kolonien besitzt. Aber sobald der temporäre soziale Parasitismus einmal obligatorisch geworden ist, indem die Weibchen regelmäßig fremder Arbeitskräfte bei der Koloniegründung sich bedienen, wird hiermit auch schon die Bahn der parasitischen Degeneration der Herrenart beschritten, welche sich anfangs bloß in der geringeren Körpergröße der Weibchen äußert, aber in ihrem weiteren Verlaufe, wie Emery[25]) und ich (Nr. **170**) gezeigt haben, bis zum Verlust der eigenen Arbeiterkaste und damit zur absoluten Abhängigkeit der Herren von ihren Hilfsameisen führen kann. Diese parasitische Degeneration einer Ameisenart ist keines-

---

24) An dem Beispiel von *F. rufa* habe ich gezeigt (Nr. **170**, 2 a), wie diese Erscheinung mit der acervikolen Lebensweise der Art zusammenhängt. Durch letztere wurde die selbständige Koloniegründung der Weibchen entbehrlich, und deshalb schwand sie allmählich, wozu das Aufhören der Selektion dieser ursprünglich nützlichen Eigenschaft jedenfalls beigetragen haben dürfte.

25) Über den Ursprung der dulotischen, parasitischen und myrmekophilen Ameisen (Biol. Centralbl. 1909, Nr. 11) S. 359 ff.

wegs als „zweckmäßig“ im Sinne der Selektionstheorie zu bezeichnen, wie schon die Seltenheit der Kolonien extrem parasitischer Ameisen beweist; wir dürfen sie im Gegenteil die Vorstufe ihres Unterganges nennen. Viel „passender“ wäre es für diese Arten gewesen, wenn sie auf einer Anfangsstufe des temporären sozialen Parasitismus stehen geblieben wären. Aber auch hier ließen sich die einmal eingeleiteten Entwickelungsprozesse nicht mehr rückgängig machen, trotz aller „Allmacht der Selektion“, die sich hier ebenfalls eher als „Ohnmacht“ erweist.

Diese Erörterungen dürften genügen, um meine wirklichen Ansichten über die Natur des echten Gastverhältnisses, über die Existenz bestimmter Symphilieinstinkte, über die stammesgeschichtliche Entwickelung der Symphilie, insbesondere aber über die Entwickelung der symphilen Anpassungscharaktere durch die Amikalselektion und über das Verhältnis der Amikalselektion zur Naturalselektion klarzulegen. Zugleich ist hiermit allen, die sich für diese Fragen interessieren, ein Einblick in die diesbezügliche Kontroverse zwischen mir und meinen wissenschaftlichen Opponenten gewährt.

Der Reizbegriff.

Von **Richard Semon.**

Es ist eine bemerkenswerte Tatsache, dass die reizphysiologische Forschung auf dem Gebiet des Tier-, Pflanzen- und Protistenreichs ihre zahlreichen und bewunderungswürdigen Erfolge errungen hat, ohne dass es bisher zu einer schärferen Prägung und allgemeingültigen Fassung eines ihrer Grundbegriffe, des Reizbegriffs selbst, gekommen wäre. Freilich handelt es sich hier um einen Begriff, der bereits als Niederschlag der Erfahrungen unseres täglichen Lebens eine leidlich feste Form angenommen hat, und welchem dementsprechend im gewöhnlichen Sprachgebrauch eine sinngemäße und im allgemeinen treffende Bedeutung beigelegt wird. Nur ist mit der Gepflogenheit, den Reizbegriff einfach im Sinne des täglichen Lebens zu gebrauchen und nicht genauer zu definieren, der Übelstand verbunden, dass ihm dann eben die scharfe Abgrenzung, die „Definition“ fehlt, die seine wissenschaftliche Brauchbarkeit besonders in verwickelteren Fällen und bei der zusammenfassenden Betrachtung weiterer Gebiete bedingt.

Noch viel bedeutendere Einwände, ja ganz unüberwindliche Bedenken erheben sich gegen einige besondere Auffassungen des Reizbegriffs, die neuerdings teils von tier-, teils von pflanzenphysiologischer Seite vertreten worden sind, ohne dass aber ihre Vertreter eine konsequente Durchführung ernstlich versucht hätten. Wir werden unten noch gelegentlich darauf zurückkommen.

Mir selbst ergab sich die unumgängliche Notwendigkeit der Herausarbeitung eines scharfumschriebenen und in allen Fällen anwendbaren Reizbegriffs bei der Untersuchung der zeitlichen Beziehungen zwischen dem Reiz und seiner spezifischen Wirkung auf die Organismen, der Erregung. Ich habe dieser Aufgabe einen großen Teil des ersten Kapitels meiner „Mneme“ gewidmet, und meine dortigen Darlegungen enthalten die Grundlage dessen, was ich im folgenden auszuführen haben werde. Sie waren aber weder extensiv noch intensiv so erschöpfend, dass ich hoffen dürfte, die Frage entscheidend beantwortet zu haben. Eine noch ausführlichere Behandlung verbot sich aber an jener Stelle, wo sie den Eintritt in das eigentliche Thema zu sehr aufgehalten haben würde. Die folgende Untersuchung ist also einerseits bestimmt, jenes Werk zu entlasten, andererseits soll sie dieser grundlegenden Frage die selbständige, von keinen anderen Rücksichten beengte Behandlung zuteil werden lassen, die sie verdient.

Wir gehen dabei zunächst, um einen Ausgangspunkt zu haben, von einer mit dem gewöhnlichen Sprachgebrauch übereinstimmenden und dabei so allgemein gefassten Definition aus, dass ein Widerspruch gegen dieselbe wohl kaum denkbar ist, und sagen: Unter Reizen verstehen wir gewisse, von bestimmten Erfolgen begleitete Einwirkungen auf lebende Organismen. Damit ist bereits ausgedrückt, dass wir den Einwirkungen auf die Organismen nur dann Reizcharakter zuschreiben, wenn sie von ganz bestimmten Erfolgen begleitet sind. Der Erfolg charakterisiert also den Reiz als solchen.

Wir haben uns nun zunächst mit der Frage zu beschäftigen, wie beschaffen die Erfolge von Einwirkungen auf Organismen sein müssen, um sie im Unterschied von anderen Einwirkungen zu Reizen zu stempeln. Wir können hierbei ein negatives Kriterium in den Vordergrund stellen und sagen, der Erfolg einer Einwirkung stempelt die letztere dann zum Reiz, wenn er in einer Veränderung besteht, wie er gegenüber der entsprechenden Einwirkung bei einem anorganischen Körper oder bei dem betreffenden oder auch anderen Organismen nach Erlöschen des Lebens nicht auftreten würde. Wir pflegen derartige Veränderungen als Reaktionen des lebenden Organismus auf die Einwirkung zu bezeichnen.

Unter diesen Reaktionen können wir nun, je nach der Art, wie der Untersucher sie wahrnimmt, zwei Hauptgruppen unterscheiden.

Die eine Gruppe pflegen wir als die der Empfindungsreaktionen zu bezeichnen. Sie beruhen darauf, dass der Erfolg gewisser Einwirkungen, die unseren eigenen Körper treffen, sich uns in unmittelbarer Empfindung: Licht oder Ton oder Druck oder Schmerz offenbart. Diesen Erfolg kann jeder nur an sich selbst wahrnehmen,

und wir bezeichnen diese Reaktionen deshalb auch als subjektive. Aus den betreffenden Empfindungen schließen wir dann auf Grund ausgedehnter physiologischer Erfahrungen und Versuche auf ganz bestimmte Erregungsvorgänge in bestimmten Teilen unserer reizbaren Substanz.

Zu den nur subjektiv wahrnehmbaren Empfindungsreaktionen gesellen sich als zweite Hauptgruppe die objektiv wahrnehmbaren Reaktionen, die dadurch ausgezeichnet sind, dass ein Organismus auf eine bestimmte Einwirkung mit einer den Sinnen des Beobachters wahrnehmbar zu machenden, d. h. also physikalisch-chemisch nachweisbaren Veränderung antwortet; diese Veränderung kann eine Muskelzuckung oder ein Wachstumsvorgang oder irgendein Stoffwechselvorgang, z. B. eine Ausscheidung oder ein chemischer Umsatz sein.

Ein großer Teil dieser objektiv wahrnehmbaren Reaktionen ist dadurch ausgezeichnet, dass der Erfolg der Einwirkung nicht an derjenigen Stelle der reizbaren Substanz, an der die Einwirkung stattfindet, sondern an ganz entfernten Stellen des Organismus zur Manifestation gelangt. Das markanteste Beispiel dafür liefert dasjenige Gewebe, in dem das Vermögen der Reizbarkeit die höchste Spezialisation erlangt hat, das Nervengewebe der Metazoen. Doch ließen sich auch Beispiele aus dem Pflanzenreich anführen. Was das Nervengewebe anlangt, so nimmt man bekanntlich weder am bloßgelegten Gehirn oder Rückenmark, noch an den von ihnen ausgehenden Nerven unmittelbar irgendwelche Veränderung wahr, wenn man diese Teile elektrisch, mechanisch, chemisch oder auf irgendeine andere Weise reizt. Dafür aber sieht man je nach der Stelle des Nervensystems, die der Einwirkung als Angriffspunkt dient, einmal diese, einmal jene Muskelgruppe zucken, die Atmung sich beschleunigen oder verlangsamen, den Herzschlag sich ändern, Speichel oder Tränendrüsen sezernieren etc. Wir beobachten den Erfolg der Einwirkung dann also nicht an der in erster Linie gereizten reizbaren Substanz, an der wir weder morphologisch noch chemisch eine Veränderung nachweisen können, sondern an entfernten „Erfolgsorganen“.

Freilich schließen wir mit gutem Recht auf einen Erfolg der Einwirkung auch auf die zunächst gereizte Substanz, und man ist übereingekommen, diesen Erfolg, diese primäre Veränderung, deren sekundäre Folge nur die allein wahrnehmbare Reaktion am Erfolgsorgan ist, als Erregung zu bezeichnen. Erst lange, nachdem man sich über diese Sachlage völlig klar geworden war, fand Du Bois-Reymond in dem elektromotorischen Verhalten der Nerven ein Mittel, den Erregungszustand der nervösen Substanz an dieser selbst nachzuweisen. Durch das veränderte elektromotorische Verhalten der Nervenströme bei der Reizung

(negative Schwankung) können wir den Erfolg der Reizung auf die nervöse Substanz selbst nachweisen, und auf demselben Wege können wir den direkten Nachweis des Reizerfolgs für die reizbare Substanz der Drüsen durch die negative Schwankung des Drüsenstroms, des Reizerfolgs für die reizbare Substanz der pflanzlichen Parenchymzellen durch die Reizschwankung des pflanzlichen „Ruhestroms" erbringen.

Wir können nunmehr sagen: Wenn wir die spezifischen Erfolge der von uns als Reize bezeichneten Einwirkungen auf den Organismus als Reaktionen auf den Reiz zusammenfassen, so begreift diese Zusammenfassung sehr heterogene Dinge in sich: erstens unmittelbare Empfindungen; zweitens Beobachtungen, die wir an Erfolgsorganen oft ganz fern vom Angriffspunkt der Einwirkung machen; endlich Beobachtungen an der reizbaren Substanz selbst, die von der Einwirkung direkt betroffen ist. In diesem heterogenen Gemisch gibt es aber ein einigendes Moment. Es ist das, worauf wir aus allen diesen drei Arten von Reaktionen schließen: der Vorgang der Erregung in der reizbaren Substanz. Wir können demnach auf die Frage nach den charakteristischen Erfolgen einer Einwirkung, die wir als Reiz bezeichnen, die zusammenfassende Antwort geben: der Erfolg einer Reizung äußert sich in allen Fällen im Auftreten einer Erregung in der reizbaren organischen Substanz.

Der Vorteil, der durch diese Vereinigung aller der verschiedenartigen Reizerfolge auf einer gemeinsamen Basis, der des Auftretens einer Erregung der reizbaren Substanz, erzielt wird, ist keineswegs der einer bloß formalen Ebenmäßigkeit, einer Uniformität. Es handelt sich dabei überhaupt nicht um die mehr oder weniger vorteilhafte Wahl eines zusammenfassenden Ausdrucks, sondern um die Heraushebung des für die Reizwirkung wesentlichen und charakteristischen Moments. Beobachten wir z. B. auf äußere Einwirkungen hin Veränderungen an Organismen, beispielsweise Bewegungen ihrer einzelnen Teile, so hat es nur dann einen Sinn, diese Veränderungen als Reizreaktionen zu bezeichnen, wenn wir mit hinreichender Sicherheit nachweisen können, dass diesen Bewegungen Erregungsvorgänge in den reizbaren Substanzen des Organismus zugrunde liegen. So ist es z. B. möglich, durch entsprechende elektrische Reizung bestimmter Facialiszweige eine Abwärtsbewegung des oberen Augenlides durch Kontraktion gewisser Fasersysteme des Musculus orbicularis oculi zu erzielen. Hier handelt es sich natürlich um eine typische Reizreaktion. Ein äußerlich durchaus ähnlicher Erfolg wird aber auch erzielt durch Ausschaltung der Wirksamkeit des M. levator palpebr. sup., ganz gleich ob es sich dabei um zentrale oder periphere Funktionsunterbrechung der nervösen Leitung oder etwa um Durchschneidung der Sehne des Muskels, kurz um Bedingungen handelt, bei deren Herbeiführung keinerlei Erregungs-

vorgang in den reizbaren Substanzen ausschlaggebend gewesen ist. Das Charakteristikum einer Reizwirkung liegt also nicht im Endeffekt der Reaktion, sondern einzig und allein in den durch die Einwirkung ausgelösten Erregungsvorgängen.

Nicht immer lassen sich diese letzteren aus der Totalität der beobachteten Veränderungen deutlich herausschälen und scharf analysieren, und wo das nicht möglich ist, da kann es sich in der Tat empfehlen, eine Reizwirkung durch die summarische Angabe des veränderten Verhaltens (change in the behaviour) zu kennzeichnen. In einer derartigen Lage befinden wir uns nicht selten bei der Beschreibung von Reizwirkungen auf Protozoen, weil wir bei diesen die Mechanik ihres veränderten Verhaltens viel schwerer durchschauen können als bei höheren Organismen. Wenn wir in solchen Fällen die Reizwirkung bloß durch den Wechsel des Verhaltens beschreiben, so mag dies als Notbehelf[1]) seine Berechtigung haben. Als Norm muss aber der Nachweis des Auftretens von Erregungsvorgängen verlangt werden, und dies Erfordernis muss in der Definition seinen entsprechenden Ausdruck finden.

Wir bezeichnen also als das Charakteristikum des Reizerfolgs das Auftreten einer Erregung und wollen, ehe wir in unserer eigentlichen Untersuchung weiter fortfahren, kurz auseinandersetzen, welchem umfassenderen Begriff wir den Begriff der Erregung unterzuordnen haben. Für unsere Zwecke genügt es, dies zu tun, ohne den Versuch zu machen, tiefer in das Wesen des Erregungsvorgangs einzudringen.

Erregung ist, wie wir betont haben, immer etwas Erschlossenes, und zwar bewegt sich das betreffende Schlussverfahren in einer Richtung, die wir als energetische Betrachtungsweise kennzeichnen können, ganz gleich, ob der Schluss auf Grund unmittelbarer Bewusstseinsreaktionen[2]) oder auf Grund der Wahrnehmung solcher Erscheinungen, wie es die negative Schwankung der Ruheströme ist, oder endlich auf noch weiteren Umwegen auf Grund der Wahrnehmung von allerlei Bewegungen, von plastischen Reaktionen, von Stoffwechseländerungen erfolgt. Was wir auf diesem Wege erschließen, ist ein energetischer Vorgang in der reizbaren Substanz, und somit können wir ganz allgemein die Erregung als einen energetischen Vorgang in der reizbaren organischen Substanz bezeichnen. Über

1) Die Anwendung dieses Notbehelfs hat ihre bedenklichen Seiten. Wenn man behufs Feststellung einer Reizwirkung zu großen Nachdruck auf den „Wechsel des Verhaltens" legt, wird man leicht dazu verführt, die Intensitätsschwankung als das eigentlich wesentliche Moment bei der Reizwirkung anzusehen. Die Abwege, zu denen eine solche Betrachtungsweise führen kann, werden wir unten bei Besprechung von Du Bois-Reymond's „allgemeinem Gesetz der Erregung" kennen lernen.

2) Vgl. darüber meine näheren Ausführungen in den „mnemischen Empfindungen", Leipzig 1909, S. 5—11.

die Form oder die Formen der Energie, die den Erregungsvorgang bedingen, ist es zurzeit unmöglich, bestimmte Aussagen zu machen. Manche Autoren glauben, dass es sich dabei wesentlich um chemische Energie handelt. Andere ziehen es vor, vorläufig einen summarischen Ausdruck für diese bisher nicht mit Sicherheit bestimmte Energieform zu gebrauchen und sprechen von physiologischer Energie oder (entschieden zu eng gefasst) von Nervenenergie, wobei sie allerdings die Wahrscheinlichkeit betonen, dass eine Zurückführung bezw. Zerlegung dieser Energieform in die anderen durch Physik und Chemie genauer bekannte Energien, wie mechanische, thermische, elektrische, strahlende, chemische, die ich hier als elementare Energien bezeichnen will, möglich sein wird. Wir lassen diese Frage auf sich beruhen und sprechen einfach von dem energetischen Vorgang der Erregung oder von Erregungsenergie, die je nach der Reizpforte, durch die sie im Organismus ausgelöst wird, sich außerordentlich verschiedenartig manifestieren kann. Auch hierauf gehen wir an dieser Stelle nicht näher ein.

Wenn wir nun sagen, dass eine bestimmte Einwirkung auf den Organismus sich dadurch als Reiz ausweist, dass sie gesetzmäßig von dem Auftreten einer Erregung in der reizbaren Substanz gefolgt ist, so ergibt sich hieraus als eine zwar nicht notwendige, aber doch sehr naheliegende Folgerung, dass der gewöhnliche Zustand der reizbaren Substanz ein Zustand der Erregungslosigkeit, der Abwesenheit von Erregung sei. In der Tat wird bei reizphysiologischen Untersuchungen fast immer stillschweigend von dieser Voraussetzung ausgegangen. Für den praktischen Gebrauch lässt sich auch, in den meisten Fällen hiergegen nichts einwenden. An sich ist aber diese Voraussetzung nicht vollkommen zutreffend, sie enthält eine willkürliche Vereinfachung, die dem tieferen Verständnis schädlich werden kann und sich dieser Schädlichkeit nur dadurch entkleiden lässt, dass man sich der vorgenommenen Schematisierung immer bewusst bleibt.

Zunächst wird man ganz allgemein zugeben müssen, dass ein absolut erregungsloser Zustand in der reizbaren Substanz überhaupt nicht denkbar ist, weil wir zu der Annahme gezwungen sind, dass die nie ruhenden Stoffwechselprozesse schon selbst Erregungsprozesse bedingen bezw. mit solchen zusammenfallen. Die Prüfung der konkreten Fälle bestätigt die Richtigkeit dieser Erwägung.

So wird für unsere reizbare Substanz, soweit sie für optische Erregungen in Betracht kommt, für die Sehsinnsubstanz J. Müller's oder die Sehsubstanz Hering's ein vollkommener Ruhezustand, ein Zustand der Erregungs- oder auch nur Reaktionslosigkeit erfahrungsgemäß überhaupt nicht realisiert, da sich auch bei beliebig langem Aufenthalt in vollkommener Dunkelheit noch sehr deutliche Empfindungsreaktionen von Erregungen innerhalb der Sehsubstanz bemerk-

lich machen. Die bei vollkommener Dunkelheit vorhandene Empfindung steht in der Mitte zwischen Schwarz und Weiß. Dieses „mittle Grau“ scheint uns allerdings, wenn wir eine Skala vom tiefsten Samtschwarz bis zum hellsten sonnenbeschienenen Weiß zugrunde legen, nicht genau in der Mitte der Skala zu liegen, sondern ist von der Mitte etwas nach dem schwarzen Ende verschoben[3]). Die Tatsache, dass es unter solchen Umständen zu einer so ausgesprochenen Gesichtsempfindung kommt, beweist mit Sicherheit, dass auch bei vollkommenstem Lichtabschluss ein Ruhezustand der Sehsubstanz nicht vorhanden ist.

Auf anderen Sinnesgebieten können wir in Hinsicht auf Empfindungsreaktionen schon eher von einer vollkommenen Reaktionslosigkeit, von einem Indifferenzzustand sprechen, wenn wir nur deutlich oberbewusste und gesondert in ihrer Eigenart erkannte Empfindungen als zu berücksichtigende Reaktionen gelten lassen. Doch steht dem entgegen, dass ganz sicher in jedem Augenblick sich in der sensiblen Sphäre unserer reizbaren Substanz viel mehr Erregungsvorgänge abspielen, als uns selbst bei größter Aufmerksamkeit unverhüllt zu Bewusstsein kommt. Dies könnte man aus sehr vielen Tatsachen beweisen. Ich möchte aber, da wir diese Frage hier bloß streifen, nur auf einige wenige Gruppen von Tatsachen hinweisen. In jeder beliebigen Ruhelage und bei möglichst vollständiger Ausschaltung jeder Bewegung sind wir uns doch über die Lage und Stellung unserer Glieder zueinander klar, und wie wir dies auch im speziellen erklären mögen — bekanntlich ist dies ein vielumstrittenes Gebiet —, ob da Gelenk- oder Hautempfindungen oder auch andersartige Empfindungen die Hauptrolle spielen, soviel ist klar, dass in den betreffenden Abschnitten der reizbaren Substanz auch bei größter äußerer Ruhe dauernd Erregunsvorgänge sich abspielen und sich in der Einkleidung als Lageempfindungen sogar oberbewusst manifestieren, sobald man auf sie achtet.

In einer noch viel allgemeineren wiewohl weniger direkten Weise beweisen die Tatsachen der Regulation und der Regeneration sowohl beim sich entwickelnden als auch beim ausgebildeten Organismus das dauernde Vorhandensein von Erregungsvorgängen, die sich aus der gegenseitigen Beeinflussung der einzelnen Teile des Organismus, den sogen. „Positionsreizen“ herleiten. Ihr Vorhandensein ergibt sich aus dem Umstande, dass jede Störung des normalen Zustandes in der Mehrzahl der Fälle früher oder später durch regulierende Reaktionen ausgeglichen wird. Ich habe diese Erregungen als „morphogene Originalerregungen“ bezeichnet und bin auf dieselben im 8. Kapitel der Mneme (besonders S. 236—245

3) Vgl. E. Hering, Zur Lehre vom Lichtsinne. Wien 1878. 5. Mitteilung § 31, S. 87—89.

der 2. Auflage) näher eingegangen. Ich verweise hier auf jene Ausführungen und hoffe später noch gründlicher auf dieses sehr wichtige Problem eingehen zu können. Hier genüge der Hinweis, dass in jedem Organismus das dauernde Vorhandensein von „morphogenetischen Erregungen“ mit großer Wahrscheinlichkeit angenommen werden kann, meiner Ansicht nach angenommen werden muss.

Es lässt sich endlich leicht zeigen, dass wir auch in bezug auf die motorische Sphäre der reizbaren Substanz nicht das Recht haben, den scheinbar ruhenden Zustand der Nerven, Muskeln und anderen reizbaren Gewebe als schlechthin erregungslosen anzusehen. Es gibt nämlich sehr viele Fälle, in denen sich im scheinbaren Ruhezustand doch das Vorhandensein gewisser Erregungsvorgänge mit Sicherheit nachweisen lässt, und andererseits wüsste ich wenigstens keinen Fall zu nennen, in dem ein solches Vorhandensein durch triftige Gründe auszuschließen wäre. Da ich glaube, dass man dies zugeben wird, ohne dass ich es noch durch Aufzählung der einschlägigen Tatsachen erläutere, so komme ich zu dem Schluss, dass die Annahme einer zeitweiligen absoluten Erregungslosigkeit der reizbaren Substanz oder einzelner Abschnitte derselben eine Fiktion ist, die man in erster Linie als solche anzuerkennen hat. Wir müssen uns also bewusst sein, dass, wenn wir den Reizerfolg als das Auftreten einer bestimmten Erregung kennzeichnen, wir uns schon etwas zu schematisch ausgedrückt haben. Korrekter wäre es zu sagen: der Reizerfolg besteht darin, dass der Erregungszustand innerhalb eines gewissen Bezirks der reizbaren Substanz des Organismus verändert wird, oder: ein veränderter Zustand der energetischen Situation bedingt einen in bestimmter Hinsicht veränderten Erregungszustand.

Es hat jedoch, dies vorausgeschickt, meiner Ansicht nach nichts Bedenkliches, bei der Untersuchung der Reizwirkungen einen zwar nicht im strengsten Wortsinn zu verstehenden, aber für den praktischen Gebrauch doch bestimmbaren Indifferenzzustand, einen Zustand zwar nicht absoluter, aber relativer Reaktionslosigkeit (bezw. beim Gesichtssinn nach längerem Aufenthalt im Dunkeln einen Zustand neutraler Reaktion) anzunehmen. In diesem Sinne ist das zu verstehen, was ich in der Mneme (2. Aufl. S. 21, 31, 41) als Indifferenzzustand bezeichnet habe, und in diesem Sinne bitte ich es auch zu verstehen, wenn ich gesagt habe, die Reizwirkung charakterisiere sich als solche durch das Auftreten einer Erregung.

Das Korrektere aber bleibt es immer, zu sagen, der veränderte Zustand der energetischen Situation bedinge einen in bestimmter Hinsicht veränderten Erregungszustand und an diese Formulierung wollen wir auch zunächst weiter anknüpfen und sie schärfer analysieren.

Zu den Komplexen von Komponenten der gesamten energetischen Situation, die für einen Organismus jeweilig von Bedeutung ist, gehört auch sein eigener Zustand. Wenn also in dem obigen Satz eine Beziehung festgestellt wird zwischen energetischer Situation des Organismus und Erregungszustand des Organismus, so kann es sich bei dieser Beziehung logischerweise nur handeln um: einerseits die ganze übrige energetische Situation ausschließlich des Erregungszustandes und andererseits eben diesen Erregungszustand.

Wir können uns dieses Verhältnis durch folgende Einteilung noch klarer machen. Wir teilen die gesamte energetische Situation, die für einen Organismus jeweilig von Bedeutung ist, und in der er selbst als ein Teil figuriert, ein in:

1. Seine äußere energetische Situation. (Die energetische Situation außerhalb der Körperoberfläche des Organismus, soweit sie für ihn von Bedeutung ist.)

2. Seine innere energetische Situation.

Diese letztere wiederum muss geteilt werden in

a) Die innere elementarenergetische Situation,

b) die innere erregungsenergetische Situation.

Unter der inneren elementarenergetischen Situation ist die gesamte innere energetische Situation zu verstehen, soweit ihre Komponenten nicht aus Erregungsenergien bestehen, sondern aus den elementaren Energien, die bisher ausschließlich den energetischen Studien der Physik und Chemie zum Gegenstand gedient haben. Man denke an den gegenseitigen Druck, den die Teile des sich entwickelnden wie des fertigen Organismus aufeinander ausüben, an die Wärme, die durch die Funktion der Organe (z. B. Drüsen, Muskeln) erzeugt wird und sich als solche als energetischer Faktor bemerklich machen kann, an die chemische Wirkung eines im Organismus produzierten Enzyms, einer Säure, kurz an die unzähligen elementarenergetischen Faktoren, die im Getriebe des Stoff- und Formwechsels des Organismus frei werden und dadurch in die Lage kommen, auf die reizbare Substanz einzuwirken.

Unter der inneren erregungsenergetischen Situation wollen wir, wie dies auch der von uns gewählte Name ausdrückt, denjenigen Teil der inneren energetischen Situation verstehen, der aus Erregungszuständen der reizbaren Substanz des Organismus besteht.

Wir können nun die äußere energetische Situation in ihrer Beziehung zum Organismus mit dessen innerer elementarenergetischen Situation zusammenfassen als gesamte elementarenergetische Situation oder schlechthin elementarenergetische Situation und sie der inneren erregungsenergetischen Situation, die wir dann schlechthin als erregungsenergetische bezeichnen können, gegenüberstellen.

Wir können danach den Satz, von dem wir oben ausgegangen sind, jetzt noch schärfer formulieren und sagen: Veränderte Zustände der elementarenergetischen Situation bedingen veränderte Zustände der erregungsenergetischen Situation. In dieser Fassung ist der Satz allerdings noch nicht brauchbar, da wir mit der Methode induktiver Forschung nicht die Gesamtheit der Abhängigkeiten auf einmal erfassen können, sondern zunächst die speziellen Abhängigkeiten, diejenigen eines Einzelfaktors von einem anderen Einzelfaktor, ermitteln müssen. Wir müssen dazu analysieren, müssen Trennungen vornehmen und gegebene, also natürliche Zusammenhänge lösen.

Dies ist nun in der Tat der Weg, auf welchem die induktive Forschung, mögen ihre Objekte in den Bereich der physiologischen oder der psychischen Forschung fallen, von jeher vorgegangen ist; ist es doch auch der Weg, den der naive Mensch, der gar nicht forschen, sondern sich nur in der Wirklichkeit zurechtfinden will, stets eingeschlagen hat. Was man festzustellen sucht, ist nicht die Abhängigkeit der erregungsenergetischen Situation im ganzen von der elementarenergetischen Situation, sondern eines speziellen Ausschnitts der erregungsenergetischen Situation, d. h. dessen, was wir „eine Erregung“ nennen, von einem entsprechenden Ausschnitt der elementarenergetischen Situation, den wir dann als einzelnen Reiz zu bezeichnen pflegen.

Indem wir demgemäß aus dem Ganzen der Faktoren einerseits der elementarenergetischen, andererseits der erregungsenergetischen Situation solche Einzelfaktoren aussondern, die in speziellen Beziehungen zueinander stehen — und zu einer solchen Aussonderung sind wir wie gesagt gezwungen, wenn wir uns im Gewoge der Erscheinungen orientieren wollen —, tun wir dem uns wirklich vorliegenden Tatsachenmaterial bis zu einem gewissen Grade Gewalt an.

Was die Aussonderung eines Einzelfaktors aus der elementarenergetischen Situation anlangt, so habe ich bereits in der Mneme (2. Aufl. S. 38) darauf aufmerksam gemacht, dass es fast nur unter den besonderen Bedingungen gewisser besonders günstig liegender Laboratoriumsversuche und auch dann meist nur unvollkommen möglich ist, die elementarenergetische Situation bloß in bezug auf einen einzigen Punkt zu verändern und so die Wirkungsweise eines sozusagen isolierten Faktors zu studieren. In der Tat pflegt das, was wir als Einzeleinwirkung, Einzelreiz, bezeichnen bei der Beobachtung im gewöhnlichen Leben durchweg und bei Laboratoriumsversuchen in der großen Mehrzahl der Fälle aus zahlreichen Einzelkomponenten zu bestehen, deren Abgrenzung gegen die übrige energetische Situation eine mehr oder weniger willkürliche ist. Ich will indessen auf diesen Punkt nicht näher eingehen, weil die

Schwierigkeit der Isolierung der Einzelfaktoren für uns viel mehr auf dem Gebiet der erregungsenergetischen als dem der elementarenergetischen Situation liegt und wir uns der ersteren hauptsächlich zuwenden wollen.

Ich habe dieser Frage bereits in den mnemischen Empfindungen (S. 14—15, 27—32, 144—146), soweit es sich um die Untersuchung der erregungsenergetischen Situation auf Grund von Empfindungsmanifestationen handelt, meine volle Aufmerksamkeit zugewandt und bin dabei zu dem Resultat gelangt, dass alle gleichzeitigen Erregungen (wenigstens die durch oberbewusste Empfindungen manifestierten) innerhalb des Organismus einen zusammenhängenden simultanen Erregungskomplex bilden. (Auf diesen Vordersatz baute sich dann die weitere Erkenntnis auf, dass dieser zusammenhängende simultane Erregungskomplex als solcher engraphisch wirkt, d. h. einen zusammenhängenden und insofern ein Ganzes bildenden Engrammkomplex zurücklässt, eine Reihe von Feststellungen, die ich in ihrer Zusammenfassung als den ersten mnemischen Hauptsatz, den Satz der Engraphie bezeichnet habe.)

Aber auch aus einer Untersuchung, die nicht von den Empfindungsmanifestationen der Erregungen ausgeht, lässt sich die Unmöglichkeit, eine einzelne Erregung aus dem Ganzen der jeweiligen erregungsenergetischen Situation ohne gewaltsame Trennungen herauszuschälen, auf das zwingendste beweisen. Eine solche Isolierung wäre bei der Menge der stets gleichzeitig im Organismus ablaufenden Erregungen nämlich nur unter der Voraussetzung möglich, dass die Einzelerregung scharf auf einen ganz bestimmten Bezirk beschränkt sei, dass die Isolation der nervösen Leitungen eine absolute sei. Das ist sie aber, wie ich schon in der Mneme ausgeführt habe (2. Aufl. S. 162), keineswegs. Eine relative Isolierung findet ja insofern statt, als bei schwächeren Reizen und bei nicht gesteigerter Irritabilität das Übergreifen der einzelnen Erregung über einen bestimmten Bezirk hinaus, den ich ihren Eigenbezirk genannt habe, nicht manifest wird. Sie wird es aber sofort bei Verstärkung des Reizes oder bei Steigerung der Irritabilität, und hieraus ist zu schließen, dass das Nichtmanifestwerden nicht mit Nichtvorhandensein identisch ist.

Jede einzelne Komponente der erregungsenergetischen Situation eines Organismus, deren Wirkungskreis zwar in der Regel auf einen bestimmten, von Fall zu Fall wechselnden Eigenbezirk beschränkt erscheint, lässt also den Rest der reizbaren Substanz des Organismus keineswegs unberührt. Wie uns die Beobachtungen bei Reflexkrämpfen, die entweder bei erhöhter Irritabilität des Zentralnervensystems (Strychninvergiftung, Tetanus, Hydrophobie) durch gewöhnliche sensible Reize oder bei normaler Irritabilität der Nerven

durch Steigerung der Reizstärke ausgelöst werden können, wie uns ferner die sogen. Mitbewegungen und auf sensiblem Gebiet die Irradiationen lehren, erfolgt auch dieses Fortschreiten der sogen. Einzelerregung über ihren Eigenbezirk hinaus, in ganz bestimmten Bahnen unter fortdauernder Abschwächung der Erregung.

(Schluss folgt.)

Wo. Ostwald. Grundriss der Kolloidchemie.

8. XIV und 225 Seiten. Mit einem Porträt von Thomas Graham. Dresden. Theodor Steinkopf. 1909.

Die junge Wissenschaft der Kolloidchemie (ihr Anfang kann füglich von den Arbeiten Graham's, 1861, datiert werden) hat trotz ihrer Unfertigkeit doch schon wichtigen Einfluss auf viele Zweige des Wissens und der Technik, insbesondere aber auch auf die Biologie gewonnen. Das rechtfertigt es, auf das Buch des jüngeren Herrn Ostwald an dieser Stelle hinzuweisen, trotzdem es über die uns gesetzten Grenzen hinausgehen würde, über seinen Inhalt im einzelnen zu berichten. Physiologen, welche in den einschlägigen Gebieten arbeiten, müssen sich die ihnen nötigen Kenntnisse aus der trotz der kurzen Zeitspanne doch schon sehr umfangreichen Literatur mühsam zusammensuchen. Ihnen wird durch diese Zusammenstellung der experimentellen und theoretischen Grundarbeiten die Mühe wesentlich erleichtert werden. Herr Ostwald gibt zuerst einen Abriss der Geschichte des Forschungsgebiets von Graham bis auf die neueste Zeit, sodann im zweiten Teil die Theorie des kolloidalen Zustandes, endlich unter der Ueberschrift „spezielle Kolloidchemie“ eine Uebersicht über das, was wir von den Kolloiden wissen, ihre Entstehung, ihre mechanischen, optischen, elektrischen und magnetischen Eigenschaften, dann ihrer Zustandsänderungen, Gelatinierung, Quellung, Adsorption u. s. w. Wenn auch die eigentlichen biologischen Aufgaben in dem Buche nur ganz kurz behandelt werden, so ist doch die ganze Gruppe von Erscheinungen geeignet, auf manche Vorgänge in den Lebewesen helles Licht zu werfen. Sie spielen schon jetzt in der Physiologie eine wichtige Rolle und werden sicher immer mehr an Bedeutung gewinnen. Wir empfehlen deshalb das Buch der Aufmerksamkeit der biologischen Forscher. R.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der kgl. bayer. Hof- u. Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Der Abonnementspreis für 24 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einsenden zu wollen.

Bd. XXX. 15. März 1910. № 6.

Inhalt: **Semon**, Der Reizbegriff (Schluss). — **Moroff**, Bemerkungen über vegetative und reproduktive Erscheinungen bei *Thalassicolla*. — **Meijere**, Über getrennte Vererbung der Geschlechter. — **Lebedeff**, Einige Beobachtungen über *Trypanosoma rotatorium*.

Der Reizbegriff.

Von **Richard Semon**.

(Schluss.)

Es ist klar, dass, da sich somit schließlich jede „Einzelerregung“ über die gesamte reizbare Substanz des Organismus oder doch über den größten Teil derselben[4]) ausbreitet, bei der großen Zahl solcher jederzeit vorhandenen „Einzelbewegungen“ eine vollständige Trennung derselben innerhalb ihrer natürlichen Grenzen ein Ding der Unmöglichkeit ist. Die ganz scharfe Abgrenzung einer Einzelerregung aus dem Ganzen der jeweiligen erregungsenergetischen Situation tut vielmehr den tatsächlichen Befunden stets bis zu einem gewissen Grade Gewalt an. Dieser Gewaltakt ist, wie schon oben hervorgehoben, wenn man analytisch vorgehen, induktiv forschen will, nicht zu umgehen. Er ist aber nur dann zulässig, wenn man sich seiner stets bewusst bleibt und nicht die willkürlich gezogenen Begrenzungen für absolut gegebene hält, wenn man nie das Kunstprodukt für eine elementare Einheit ansieht[5]).

4) Über diese hier auf Grund der „spezifischen Energie“ zu machende Einschränkung vgl. Mneme, 2. Aufl. S. 165, Anm.

5) Die Nichtbeachtung der starken Dosis von Willkür, die in der Annahme einer absolut scharfen Abgrenzbarkeit der Einzelerregung von dem Gewoge ihrer gleichzeitigen Genossinnen liegt, hat zu folgenschweren Irrtümern in zwei biologischen Fundamentalfragen geführt. Erstens zu der Behauptung, die Übertragung von somatogenen Veränderungen auf das „Keimplasma“ durch organische Reizleitung

Der Standpunkt, auf den wir nunmehr gelangt sind, ist der folgende: Wir unterscheiden auf der einen Seite eine elementarenergetische Situation mit den Komponenten a, b, c, d, e — u. s. w. und auf der anderen Seite eine erregungsenergetische Situation mit den Komponenten α, β, γ, δ, ε u. s. w., und beobachten, dass diese letztere Situation in großem Umfange in einem Abhängigkeitsverhältnis von der ersteren steht. Um tiefer in das Wesen dieses Verhältnisses zu dringen, müssen wir die engeren Abhängigkeiten der einzelnen Komponenten untersuchen, wobei wir stets im Auge behalten, dass die scharfe Trennung der einzelnen Komponenten bis zu einem gewissen Grade als ein Willkürakt anzusehen ist. In dieser Weise vorgehend, konstatieren wir eine spezielle Abhängigkeit der erregungsenergetischen Komponente α von der elementarenergetischen a, der erregungsenergetischen β von der elementarenergetischen b, u. s. w.

Die Art dieser Abhängigkeit können wir nur dahin charakterisieren, dass das Auftreten von a die Bedingung ist für das Auftreten von α, das Auftreten von b die Bedingung für das Auftreten von β. Es knüpft sich aber an diese Aussage die weitere Frage, ob es von Fall zu Fall die einzige Bedingung ist. Hierauf muss ohne Einschränkung mit nein geantwortet werden.

Damit nämlich das Auftreten der elementarenergetischen Bedingung a dasjenige der erregungsenergetischen α nach sich ziehen soll, das von b dasjenige von β u. s. w., müssen stets noch eine Anzahl anderer Bedingungen erfüllt sein, Bedingungen, die ebenfalls Komponenten der elementarenergetischen Situation sind und die wir mit r, s, t, u bezeichnen können. Soll z. B. die elektrische Reizung a eines Nerven zu einer Erregung α führen, die sich durch eine Bewegung oder sonstwie manifestiert, so bedarf es dazu noch einer gewissen Temperaturkomponente (nennen wir sie r) der elementarenergetischen Situation, die als Bedingung betrachtet, in einem Grenzwert der Temperatur besteht; außerhalb dieses Grenzwertes, an dem wir ein Minimum, Optimum und Maximum

---

sei „unvorstellbar“. Ich möchte das Gegenteil behaupten: meiner Meinung nach ist das gänzliche Unberührtbleiben der organischen Substanz der Keimzellen von den in der übrigen reizbaren Substanz des Organismus ablaufenden Erregungen eine physiologisch nicht begründbare und nicht vorstellbare Annahme. (Ich komme hierauf in einem demnächst erscheinenden Referat über den Stand der Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften ausführlicher zurück.) Zweitens hat der mangelnde Einblick in den notwendigen Zusammenhang aller im Organismus gleichzeitig ablaufender Erregungen zu einer schiefen Auffassung des Wesens der Assoziation geführt. Der von mir unternommene Versuch, alle Assoziationsphänomene auf eine einfache, von mir in den beiden mnemischen Hauptsätzen ausgedrückte Grundgesetzlichkeit zurückzuführen, hat sein tiefstes Fundament in der Erkenntnis des primären Zusammenhanges aller gleichzeitigen Erregungen des Organismus (vgl. Mnemische Empfindungen S. 27—32, 145—158 u. s. w.).

unterscheiden können, zieht a nicht α nach sich. Eine ähnliche Aufstellung lässt sich, besonders für pflanzliche Organismen, in bezug auf eine Komponente der elementarenergetischen Situation machen, die einen gewissen Feuchtigkeitsgehalt ausdrücken mag. Bezeichnen wir als Komponente t die Anwesenheit einer gewissen Menge von Sauerstoff, so ist bei der Mehrzahl der Organismen (allen Aerobionten) die Anwesenheit dieser Komponente notwendig, damit dem Auftreten von a das von α, dem von b das von β folge. Es gibt aber bekanntlich auch Organismen (Anaerobionten), wo umgekehrt a nur dann α, b nur dann β nach sich zieht, wenn die Komponente t = o ist, d. h. wenn sich keine irgendwie nennenswerten Spuren von freiem Sauerstoff nachweisen lassen.

Die eben gekennzeichneten Komponenten der elementarenergetischen Situation stellen allerdings ebenfalls Bedingungen vor, deren Vorhandensein für das Auftreten der Erregungen α, β, γ u. s. w. unumgänglich notwendig sind. Sie unterscheiden sich aber von den elementarenergetischen Komponenten a, b, c, d u. s. w. dadurch, dass jede von ihnen für das Auftreten aller Erregungen $\alpha, \beta, \gamma, \delta, \varepsilon$ u. s. w. notwendige Vorbedingung ist, ohne dass sie zu den einzelnen Erregungen die speziellen Beziehungen besäßen wie a zu α, b zu β, c zu γ u. s. w. Ihr Verschwinden zieht nicht das Verschwinden einer einzelnen Erregung, sondern das zahlreicher und verschiedenartiger Erregungen nach sich; es bewirkt eine vollkommene Umwälzung der erregungsenergetischen Situation. Man hat deshalb das Recht und ist verpflichtet, diese Bedingungen als Grundbedingungen oder allgemeine Bedingungen von den speziellen Bedingungen, wie sie durch a, b, c, d u. s. w. dargestellt werden, zu unterscheiden und zu trennen, deren Auftreten das Auftreten einer speziellen Erregung bedingt.

Letzteres spezielle Abhängigkeitsverhältnis einer Komponente der erregungsenergetischen Situation von einer Komponente der elementarenergetischen Situation besteht darin, dass das Auftreten, die Dauer bezw. das Verschwinden der elementarenergetischen Komponente das Auftreten, die Dauer bezw. das Verschwinden der erregungsenergetischen Komponente nach sich zieht.

Die erstere Komponente bezeichnen wir dann als Reiz, die letztere als Erregung. Ein solches Abhängigkeitsverhältnis pflegen wir im Sprachgebrauch als das Verhältnis von Ursache und Wirkung zu bezeichnen. Nun hängt aber in allen Fällen, in denen wir die Kausalzusammenhänge verfolgen, „das als Wirkung Bezeichnete von einer Mehrheit von Bedingungen ab, so dass von einem schlichten Hervorbringen und Bewirken von seiten eines einzigen Etwas keine Rede sein kann“ [6]). Dies gilt auch, wie unsere obigen

6) Vgl. W. Schuppe, Grundriss der Erkenntnistheorie und Logik, Berlin 1894, S. 61.

Ausführungen gezeigt haben, in besonders augenfälliger Weise für die Beziehung zwischen dem einzelnen Reiz und dem, was man als seine „Wirkung" bezeichnet, der Einzelerregung. Wir haben, wenn wir diese Beziehung als die von Ursache und Wirkung bezeichnen, daher immer ausdrücklich oder stillschweigend den Zusatz zu machen: bei Erfüllung der allgemeinen Bedingungen. Reiz nennen wir somit diejenige aus der elementarenergetischen Situation resultierende Bedingung, deren Auftreten, Dauer bezw. Verschwinden bei Erfüllung der allgemeinen Bedingungen das Auftreten, die Dauer bezw. das Verschwinden einer Einzelkomponente der erregungsenergetischen Situation, einer Einzelerregung, im Gefolge hat, oder wie wir dies zu bezeichnen pflegen, „bewirkt".

Die Formulierung des Abhängigkeitsverhältnisses von Reiz und Erregung, wie sie in dem obigen Satze geboten ist, rückt durchaus den zeitlichen Zusammenhang in den Vordergrund, sie beschreibt die zeitliche Abhängigkeit der Erregungskomponente von der elementarenergetischen Bedingung durch die Tatsache, dass unmittelbar nach dem Auftreten des Reizes (vgl. Mneme, 2. Aufl. S. 18) die entsprechende Erregung auftritt, dass sie andauert, solange jener andauert und dass sie unmittelbar nach dem Verschwinden des Reizes zwar nicht immer gleich spurlos verschwindet, aber doch sofort rapide abfällt und dass nach einem kurzen Zeitraum sich auch nicht mehr Spuren von ihr nachweisen lassen.

Dieser zeitliche Zusammenhang zwischen Reiz und Erregung ist dasjenige, was uns als gesicherte eindeutige Beobachtungstatsache vorliegt und hierauf hat sich meiner Ansicht nach die nähere analytische Beschreibung der Reizwirkung in erster Linie zu stützen. Ich habe eben bereits erwähnt, dass unmittelbar nach dem Verschwinden des Reizes zwar kein völliges Verschwinden, aber ein rapider Niveauabfall der Erregung stattfindet. Nur während des Vorhandenseins des Reizes, unmittelbar nach ihm auftretend und unmittelbar nach seinem Verschwinden rapid abfallend besteht also die Erregung in ihrer vollen Ausbildung. Ich bezeichne diese Phase, in der man die Hauptphase der Reizwirkung zu erblicken hat, als die synchrone, und die durch sie bedingte Erregung als synchrone Erregung.

Nach dem Verschwinden des Reizes erfolgt der rapide Abfall der Erregung, aber es dauert wohl in allen Fällen Sekunden, zuweilen (vielleicht sogar immer?) Minuten, bis die letzten auf irgendwelche Weise nachweisbaren Spuren der betreffenden Erregungen völlig abgeklungen sind, und in dieser Hinsicht derselbe Zustand der erregungsenergetischen Situation eingetreten ist, der vor Auftreten des Reizes bestanden hat. Ich bezeichne diese abklingende

Phase der Erregung vom Verschwinden des Reizes und dem entsprechenden rapiden Niveauabfall der Erregung an bis zu deren gänzlichem Ausklingen als die akoluthe Phase der Erregung. Auch diese Phase kann als das Produkt der Reizwirkung aufgefasst werden; allerdings mehr als das mittelbare Produkt, denn das unmittelbare ist die synchrone Erregung, und deren Hinterlassenschaft ist die akoluthe Erregung. Wenn wir diese letztere als mittelbares Produkt des Reizes auffassen, können wir von einer akoluthen Reizwirkung, einer „Nachwirkung" des Reizes sprechen.

Das Studium der akoluthen Erregungen ist bisher nur in äußerst sporadischer Weise betrieben worden. Auf dem Gebiet der durch Sinnesempfindungen manifestierten Erregungen haben bis jetzt nur die optischen akoluthen Empfindungen und die „Nachbilder" eine intensive Bearbeitung erfahren. In viel geringerem Maße ist dies bei den akustischen akoluthen Empfindungen der Fall gewesen, und, was die übrigen Sinnesgebiete anlangt, so bleibt für sie in dieser Beziehung noch fast alles zu tun übrig (vgl. das 6. Kapitel der „mnemischen Empfindungen").

Auf dem Gebiet der zentrifugalen, speziell der motorischen Erregungen sind besonders die akoluthen Erregungserscheinungen, die sich bei elektrischer Reizung der Muskeln und Nerven bemerklich machen, genauer studiert worden (Öffnungszuckung, Öffnungskontraktion, Öffnungstetanus, Öffnungserregung, Öffnungshemmung); nebenbei sei auch an den Reflextonus großhirnloser Frösche erinnert, doch handelt es sich dabei offenbar um verwickelte, schwer zu deutende Verhältnisse.

Auch auf pflanzenphysiologischem Gebiet sind verschiedene Fälle von „Nachwirkungen" zur Beobachtung gelangt. Leider hat man aber auf diesem Gebiet fast durchweg nicht die akoluthe Reizwirkung von der gleich zu besprechenden engraphischen, die akoluthe Erregung von der mnemischen in ausreichender Weise unterschieden, und meines Wissens haben nur Francis Darwin und D. F. M. Pertz[7]) auf den fundamentalen Unterschied zwischen diesen beiden Begriffen und auf die Unzulässigkeit, den Terminus „after effect", Nachwirkung, unterschiedslos auf beide anzuwenden, mit der nötigen Schärfe hingewiesen.

Die akoluthe Erregung ist dadurch charakterisiert, dass sie die unmittelbare Fortsetzung der synchronen Erregung ist, der sie sich unter rapidem Niveauabfall anschließt. In manchen Fällen, vielleicht immer, besitzt sie einen oszillierenden Charakter; doch scheinen die Tiefpunkte der Oszillationen immer nur Abschwächungen, nicht Nullpunkte der betreffenden akoluthen Erregungen darzustellen.

7) Fr. Darwin an D. F. M. Pertz, On the artificial Production of Rhythm in Plants. Annals of Botany, Vol. XVII, 1903, S. 104.

Einige Sekunden, höchstens Minuten nach Aufhören des Reizes ist endlich die akoluthe Erregung vollständig „ausgeklungen“ und von ihr als solcher, d. h. als sich in irgendeiner Weise manifestierende Erregung ist durchaus nichts mehr nachweisbar. Die erregungsenergetische Situation befindet sich alsdann in bezug auf die nunmehr abgelaufene besondere Erregung in demselben Zustand, in dem sie sich vor Auftreten des betreffenden Reizes befunden hat.

Wie wir schon oben gesehen haben, entspricht dieser „Indifferenzzustand“ nicht einem Zustand absoluter, sondern nur relativer Erregungslosigkeit, und in diesem Sinne ist alles dasjenige zu verstehen, was ich in der Mneme über diesen Indifferenzzustand gesagt habe. Ich habe dort die beiden durch ein Zeitintervall getrennten Indifferenzzustände, von denen der eine vor Auftreten des Reizes liegt, der andere vom Verschwinden der letzten Andeutung der akoluthen Erregung an zu rechnen ist, als primären und sekundären Indifferenzzustand unterschieden. Eine Hauptaufgabe der „Mneme“, in zweiter Linie auch der „mnemischen Empfindungen“, hat darin bestanden, den Nachweis zu führen, dass die reizbare Substanz des Organismus, obwohl scheinbar im sekundären Indifferenzzustand gegen den primären unverändert, doch eine bleibende, während des sekundären Indifferenzzustandes allerdings latente Veränderung erlitten hat. Diese Veränderung, von deren sonstigen Wesen man nur aussagen kann, dass sie als Veränderung der reizbaren Substanz eine materielle Veränderung sein muss, habe ich als Engramm bezeichnet und die mittelbare Reizwirkung, die durch die Mittelglieder der synchronen und akoluthen Erregung das Engramm schafft, als engraphische Reizwirkung.

Wir können mithin folgende unmittelbare und mittelbare Resultate der Einwirkung eines Reizes auf die reizbare organische Substanz unterscheiden: Erstens als unmittelbarste Wirkung die Hervorrufung einer synchronen Erregung; zweitens die an diese anschließende akoluthe Erregung und endlich die Veränderung, die als zunächst latente Spur dieser Erregungen in der reizbaren Substanz zurückbleibt, das Engramm.

Es kann hier nicht unsere Aufgabe sein, näher auf die engraphische Reizwirkung oder die Engrammlehre überhaupt einzugehen. Uns interessiert an dieser Stelle nicht das Engramm als solches, sondern nur als Vorbedingung einer besonderen Art von Erregung, der mnemischen Erregung. Diese, die in ihrem Sein in den meisten wesentlichen Eigenschaften mit der Originalerregung übereinstimmt, unterscheidet sich von dieser letzteren fundamental durch die Art und Weise ihrer Hervorrufung. Ich will diesen Unterschied hier in folgenden zwei Leitsätzen ausdrücken.

1. Jede Originalerregung ist in ihrem Auftreten, ihrer Dauer und in ihrem Verschwinden von Auftreten, Dauer und Verschwinden einer elementarenergetischen Bedingung, die wir als Reiz bezeichnen, abhängig.

2. Für die mnemische Erregung besteht eine solche Abhängigkeit von einer elementarenergetischen Bedingung nicht; die beiden notwendigen Voraussetzungen für das Auftreten einer mnemischen Erregung sind:

a) Das Vorhandensein eines entsprechenden Engramms, dessen Beschaffenheit das für die Dauer der mnemischen Erregung in erster Linie Bestimmende ist.

b) Das Auftreten eines ekphorischen Einflusses. Diese Ekphorie erfolgt nach einem Gesetz, das ich in den mnemischen Empfindungen (S. 173, 371) als zweiten mnemischen Hauptsatz folgendermaßen formuliert habe: „Ekphorisch auf ein Engramm (bezw. einen simultanen Engrammkomplex) wirkt die partielle Wiederkehr derjenigen energetischen Situation, die vormals engraphisch gewirkt hat. In engerer Fassung: Ekphorisch auf einen simultanen Engrammkomplex wirkt die partielle Wiederkehr des Erregungskomplexes, der seinerzeit den Engrammkomplex hinterlassen hat, und zwar eine Wiederkehr, sei es in Gestalt von Originalerregungen, sei es von mnemischen Erregungen."

Da, wie unser Satz sagt, zur Ekphorie die Wiederkehr in Gestalt von mnemischen Erregungen genügt, und eine solche auf dem sukzessiven Wege des mnemischen Ablaufs, d. h. auf Grund der Erwirkung einer mnemischen Erregung durch eine andere erfolgen kann, so ist es klar, dass es zur Ekphorie einer mnemischen Erregung nicht notwendig des Auftretens einer elementarenergetischen Bedingung, also eines eigentlichen „Reizes" bedarf. Ein solcher kann dabei allerdings eine Rolle spielen, indem er eine Originalerregung auslöst und diese hinwiederum eine mnemische Erregung nach sich zieht. Der Reiz ist aber auch in diesem Falle nur der mittelbare Anstoß, und die Dauer der mnemischen Erregung ist auch in diesem Falle von seiner Dauer unabhängig.

Noch größer ist natürlich diese Unabhängigkeit einer mnemischen Erregung von elementarenergetischen Faktoren, wenn die Ekphorie durch eine Kette sukzessiv verknüpfter mnemischer Erregungen erfolgt. So kann man mit absoluter Sicherheit voraussagen, dass, wenn man einem Kenner Schiller'scher Balladen die Reizworte zuruft: „Fahre innerlich fort von den Worten: ‚Zum Kampf der Wagen und Gesänge'", unweigerlich in 6—7 Minuten die mnemische Sukzession eintreten wird: „Die Szene wird zum Tribunal". Ganz ähnliche Beispiele ließen sich auf solchen Gebieten anführen, auf denen sich die mnemischen Erregungen durch motorische oder plastische Reaktionen manifestieren. Man wird zugeben,

dass in allen diesen Fällen der durch Originalreiz (die elementarenergetische Bedingung) bewirkte Anstoß ein höchst indirekter ist, der oft nur durch ungeheuer lange und komplizierte Ketten von mnemischen Erregungen mit dem viel später erfolgenden Endeffekt zusammenhängt, den man ins Auge gefasst hat, und der in der Auslösung einer bestimmten mnemischen Erregung besteht. Es ist deshalb durchaus zweckmäßig, als ekphorisches Moment immer in erster Linie das Auftreten (partielle Wiederkehr) einer Erregung entweder in Gestalt einer Originalerregung oder in Gestalt einer mnemischen Erregung zu bezeichnen, und den eigentlichen Reizbegriff für die elementarenergetische Bedingung zu reservieren, die eine Originalerregung auslöst und durch ihr Auftreten, ihre Dauer und ihr Verschwinden für das Auftreten, die Dauer und das Verschwinden dieser letzteren bestimmend ist.

Es bleibt uns jetzt noch übrig, zu untersuchen, ob sich, ohne die Allgemeingültigkeit der Definition anzutasten, etwas Genaueres über die Natur jener Bedingung der elementarenergetischen Situation aussagen lässt, die wir als Reiz bezeichnen.

Eine derartige Bedingung nun könnte in folgenden Formen auftreten: sie könnte entweder in dem Vorhandensein oder in der Abwesenheit eines bestimmten energetischen Faktors bestehen, und im ersteren Falle könnte dieser Faktor entweder ein aktuell-energetischer oder ein potentiell-energetischer sein.

Vielleicht möchte man auf den ersten Blick geneigt sein, nur in dem Vorhandensein eines aktuell-energetischen Faktors einen wirklichen Reiz zu erblicken, und ich selbst bekenne mich schuldig, in einem unbedachten Augenblick meine Feder nicht von einem solchen Lapsus zurückgehalten zu haben[8]).

Ein solcher Standpunkt lässt sich aber in keiner Weise aufrecht erhalten. Nicht nur das Vorhandensein von potentiell-energetischen Faktoren, sondern auch die Abwesenheit irgendeines bestimmten energetischen Faktors kann sich als Reiz darstellen. In einem ganz einfachen, über keine potentielle Energie verfügenden Systeme, wie es die Physiker, soweit als möglich, zur Untersuchung ihrer elementaren Gesetzmäßigkeiten herzustellen und zu verwenden pflegen, liegen die Dinge ja anders. Nicht aber in komplizierteren anorganischen oder gar in den unsäglich komplizierten und ungemessene Schätze von potentieller Energie besitzenden Systemen, die uns in den lebenden Organismen oder in Teilen derselben vorliegen. Es wäre nicht schwer, ein anorganisches System zu konstruieren, in welchem bei Nichtvorhandensein gewisser Energien bestimmte Vorgänge vor sich gehen, die beim Vorhandensein der-

8) R. Semon, Kritik und Antikritik der Mneme. Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiologie, 4. Jahrg. 1907, S. 210.

selben zum Stillstand kommen[9]). Auch in einem solchen anorganischen System stellt dann jenes Nichtvorhandensein eines bestimmten energetischen Faktors die auslösende Bedingung für das Eintreten und die Andauer eines besonderen energetischen Vorgangs dar und kann bis auf den einen Unterschied mit dem Reiz verglichen werden, dass eben jener ausgelöste Vorgang kein erregungs-, sondern ein elementarenergetischer ist.

Beispiele, wie das in der Anmerkung skizzierte, weisen uns bereits darauf hin, wie die Abwesenheit eines bestimmten energetischen Faktors als auslösende Bedingung für den Eintritt eines, sei es elementarenergetischen oder erregungsenergetischen Vorgangs zu verstehen ist. Natürlich kann eine solche „Abwesenheit" nur indirekt, d. h. insofern wirken, als bei der Anwesenheit desselben Faktors andere Vorgänge ausgeschlossen oder gehemmt sind, Vorgänge, die in der kausalen Kette als die noch unmittelbarer auslösenden Bedingungen zu bezeichnen wären.

So kann man nach den Auseinandersetzungen Hering's unmöglich daran zweifeln, dass die Abwesenheit des Lichts auf die je nach Umständen davon betroffenen Bezirke der Netzhaut genau so als Reiz wirkt wie die Einwirkung von Licht auf benachbarte andere Bezirke. Wir haben uns das so vorzustellen, dass nur bei Abwesenheit des Lichts in den betreffenden Netzhautstellen gewisse Prozesse vor sich gehen, die zu Erregungen führen, welche sich uns als Schwarzempfindung manifestieren. Wir haben also hier folgende kausal zusammenhängende Kette von Vorgängen vor uns: Abwesenheit des Lichts — gewisse (unbekannte) chemische Prozesse — Erregung, die sich durch Schwarzempfindung manifestiert. Sollen wir nun das vollständig bekannte erste Glied (Abwesenheit des Lichts) oder das erschlossene und seiner näheren Beschaffenheit nach noch unbekannte oder hypothetische zweite Glied als eigentlichen Reiz bezeichnen? Man hat hier vollkommen freie Wahl, wie dies bei allen kausalen Zusammenhängen der Fall ist, die sich ja ausnahmslos bei genauerer Analyse als unvergleichlich verwickelter und vielseitiger bedingt darstellen, als sie dem naiven Beschauer auf den ersten Blick erscheinen. Wollte man nicht in der Abwesenheit des Lichts, sondern in jenen unbekannten chemischen Prozessen den eigentlichen Reiz erblicken, so dürfte man auch die Anwesenheit bezw. Wirkung des Lichts nicht als Reiz ansprechen; denn auch in diesem Falle wirkt das Licht nicht direkt, sondern durch die Mittelglieder von chemischen Umsetzungen im Apparat der Netzhaut hindurch erregend.

9) Es wäre z. B. ganz leicht, ein Uhrwerk zu konstruieren, das stillsteht, solange bestimmte elektromagnetische Einflüsse auf gewisse Teile seines Gebietes einwirken, das aber sofort seinen Gang beginnt und fortsetzt, sobald und solange die Wirkung dieser energetischen Einflüsse nicht vorhanden ist.

Ebensowenig dürften wir dann einen Druck als Reiz bezeichnen, denn ein solcher ist ebenfalls nicht das vorletzte Glied der Kette. Er wirkt nur indirekt dadurch, dass er die Gestalt des Nervenendorgans ändert, dass in dem so veränderten Gebilde der Modus der Stoffwechselprozesse verändert ist und dass aus dieser Veränderung der Erregungsvorgang resultiert. Es wäre nun aber höchst unzweckmäßig, auf eine solche, an sich vollkommen berechtigte, aber in ihren näheren Details bisher noch nicht schärfer präzisierbare Analyse hin jene erschlossenen Zwischenglieder als die eigentlichen Reize zu bezeichnen und die der näheren Untersuchung zugänglichen Vorderglieder wie: Anwesenheit von Licht oder Druck, teilweise oder vollständige Abwesenheit von Licht u. s. w. nicht als die eigentlichen Reize anzuerkennen. Logische oder auch nur sprachliche Hindernisse gibt es für eine solche Anerkennung nicht, wenn man nur den Reiz nicht als eine Komponente der energetischen Situation, sondern als eine aus der energetischen Situation resultierende Bedingung definiert, wie wir es oben getan haben.

Dort habe ich gesagt, eine solche Bedingung könne in der Abwesenheit eines bestimmten energetischen Faktors bestehen, und solche Fälle haben wir eben besprochen; ich fügte aber hinzu, sie könne auch in einem potentiell-energetischen Faktor bestehen. Einen solchen Fall haben wir bereits gestreift, wenn wir von einem Druck als auslösendem Reiz gesprochen haben, und auf diesen Fall wollen wir hier noch kurz eingehen, weil er recht belehrend ist.

Man lege auf die flach ausgebreitete und auf dem Tisch ruhende Hand ein Gewicht, beispielsweise von 500 g, das in ein wollenes Tuch eingeschlagen ist, um zu verhindern, dass es etwa auch als thermischer Reiz wirke. Solange das Gewicht auf der Hand liegt, übt es eine Einwirkung aus, die sich uns durch die Empfindung eines bestimmten Drucks manifestiert. Wenn wir die Hand mit dem Gewicht ruhig in ihrer Lage lassen, unsere Gedanken mit anderen Dingen beschäftigen, z. B. lesen, so empfinden wir, wenn wir nach einer halben Stunde unsere Aufmerksamkeit wieder entsprechend einstellen, immer noch den Druck; vielleicht nicht so lebhaft wie im Anfang, weil eine gewisse Adaptation eingetreten ist, aber doch so unverkennbar, dass an dem Vorhandensein der Empfindung bezw. der durch sie manifestierten Erregung, mithin an der dauernden Reizwirkung des Gewichts nicht der mindeste Zweifel herrschen kann. Es ist nun klar, dass es sich bei dieser Versuchsanordnung um ein in dieser Hinsicht in vollkommener Gleichgewichtslage befindliches System handelt, bei dem der Druck, nachdem er einmal die Gewebe des Organs, auf dem das Gewicht ruht, bis zu einem gewissen Grade zusammengedrückt hat, nicht mehr als kinetisch-, sondern nur noch als potentiell-energetischer Faktor anzusehen ist.

Das für unsere Betrachtung Wesentliche des Zustandes besteht dann darin, dass die Nervenendorgane des betreffenden Teils durch den Druck eine gewisse Veränderung ihrer Form, also im Vergleich zum druckfreien Zustand eine gewisse Deformierung erfahren haben, und dass mit dieser Formveränderung eine Veränderung der Lebensprozesse in jenen Teilen verbunden ist, die wir als Erregung bezeichnen und die sich uns in diesem Falle introspektiv als Empfindung manifestiert.

Dieser Fall bietet, abgesehen von den besonderen Eigentümlichkeiten, die die erregungsenergetischen Vorgänge von den elementarenergetischen unterscheiden, einige Analogien zu folgendem rein elementarenergetischen Vorgang. Lehne ich ein schweres Brett so gegen eine Zimmerwand, an der sich der Knopf einer elektrischen Klingel befindet, dass durch den Druck des Bretts der Knopf hinreichend tief nach innen gedrückt wird, so ertönt die Klingel, solange das Brett diese Stellung hat, und solange der Vorrat von chemischer Energie, durch den die Batterie den zum Klingeln notwendigen Elektromagnetismus entwickelt, nicht erschöpft ist. Unter solchen Umständen ertönt die Klingel vielleicht tagelang, und ihre Tätigkeit wird durch den Druck des Bretts ausgelöst, obwohl, nachdem einmal der Knopf nach innen gedrückt ist, der Druck als solcher sich nur noch als potentielle und nicht mehr als kinetische Energie darstellt. In beiden Fällen, sowohl beim fortgesetzten Druck des Gewichts auf unsere Haut als auch beim fortgesetzten Druck des Bretts auf den Klingelknopf, findet nicht etwa ein Umsatz der auslösenden (potentiellen) Energie des Drucks in die ausgelöste kinetische Energie, sei es der Erregung, sei es der Bewegung des Glockenhammers statt, sondern letztere kinetischen Energien sind in beiden Fällen Umsatzprodukte anderer in den Systemen vorhandener potentieller Energien, nicht der auslösenden potentiellen Energien der Drücke. Besonders schön ersichtlich ist dies am Beispiel der Klingel. Die potentielle Energie des Drucks dient in diesem Fall dazu, einen elastischen Widerstand zu überwinden und dadurch einen Kontakt herzustellen, der zur Schließung einer Kette und dadurch zur Erfüllung einer Bedingung für Entwickelung von elektrischer Energie aus dem Vorrat von chemischer Energie führt.

Noch auf einen bemerkenswerten Punkt möchte ich aufmerksam machen. Trotzdem sich, wie wir sahen, die potentielle Energie des Drucks nicht in die kinetische der betreffenden Erregung umsetzt, belehrt uns doch die Empfindungsmanifestation jener Erregung, dass mit der Zunahme des Drucks auch eine ganz bestimmte Intensitätssteigerung der Empfindung stattfindet, worin sich natürlich auch eine Verstärkung der Erregung manifestiert.

Es ist nicht schwer, die Grundlinien dieser Beziehungen fest-

zustellen: Je stärker der Druck, um so größer die Deformation der Nervenendorgane, um so bedeutender die Veränderung der Stoffwechselprozesse in ihnen und mithin der Grad der Erregung, um so intensiver die Empfindungsmanifestation dieser letzteren. Solche Beziehungen lassen sich zwischen den Größenverhältnissen aller als Reiz wirkenden elementarenergetischen Bedingungen und der von ihnen ausgelösten Erregungen bezw. den Empfindungsmanifestationen dieser letzteren nachweisen. Unter dem Namen des „Weber'schen Gesetzes" hat bekanntlich G. Th. Fechner versucht, der Beziehung zwischen Größe des Reizes und Intensität der durch ihn ausgelösten Empfindung einen zahlenmäßigen Ausdruck zu verleihen. Dieses Weber'sche Gesetz Fechner's wird sehr verschiedenartig beurteilt; meiner Ansicht nach ist es nicht schwer, den Nachweis zu führen, dass ein zahlenmäßiger Ausdruck der Beziehung zwischen Größe des Reizes und Intensität der Empfindung einen fundamentalen Widerspruch in sich enthält, der darauf beruht, dass Empfindungsintensitäten sich überhaupt nicht zahlenmäßig ausdrücken lassen. So kann man z. B. zwar sagen, eine Empfindung sei intensiver als eine andere, nie aber, sie sei noch einmal so intensiv als jene. Jede Überwindung dieses Hindernisses, wie sie vielfach versucht worden ist, beruht, wie ich glaube, auf einer Selbsttäuschung. Auf diese Frage gehe ich aber hier nicht näher ein. Sie verdient und erfordert eine besondere Behandlung.

Wie dem aber auch sei: eine feste, wenn auch nicht durch Zahlen ausdrückbare Beziehung zwischen Größe des Reizes und Intensität der Empfindung ist zweifellos vorhanden. Und schon daraus ergibt sich eine feste Beziehung zwischen Größe des Reizes und dem Korrelat der Empfindungsintensität bei der Betrachtung dieser letzteren von der Erregungsseite her: nennen wir es kurz Erregungsintensität. Eine solche Beziehung zwischen Reizgröße und Erregungsintensität ist aber nicht bloß auf introspektivem Wege auf Grund der Empfindungsmanifestationen, sondern auch durch das Studium der sogen. objektiven Reaktionen nachweisbar. Ob sich die Beziehung zwischen Reizgröße und Erregungsintensität wird zahlenmäßig ausdrücken lassen, ist eine andere Frage, deren Erörterung auf später vertagt werden muss.

Die Betrachtungen der letzten Seiten haben uns über die Beziehung zwischen Reiz und Erregung, die folgenden Aufschlüsse gebracht, die wir hier noch einmal kurz zusammenfassen wollen.

Diese Beziehung ist für uns eine solche zwischen einer elementarenergetischen Bedingung zu einem erregungsenergetischen Faktor und besteht nicht etwa darin, dass die Elementarenergie eines Reizes in die Erregungsenergie umgesetzt wird. Oft stellt ja das, was wir als Reiz bezeichnen, gar nicht direkt eine Energie, sondern nur die Bedingung für die Produktion einer solchen durch den

Stoffwechsel des Organismus dar. Wie wir gesehen haben, gilt dies z. B. für die mehr oder weniger vollständige Abwesenheit des Lichts. Auch ist es evident, dass bei einem Druck nicht die kinetische Energie der Erregung durch die potentielle Energie der Schwerewirkung gespeist wird, sondern dass ihre Bezugsquellen sich aus den im Körper vorhandenen und im steten Umsatz begriffenen Energievorräten herleiten.

Es ist aus diesen Gründen vollkommen korrekt, zu sagen, dass der Reiz die Erregung auslöst, nicht dass er sich in sie umsetzt. Nur muss man, wenn man den Auslösungscharakter des Reizes betont, sich auch wieder darüber klar sein, dass es sich nicht etwa um eine Auslösung handelt, bei der, wie bei einer Spieluhr die Entfernung eines Sperrhakens, eine kleine, kurz andauernde Einwirkung genügt, um Ketten von erregungsenergetischen Vorgängen auszulösen, deren Ablauf die Dauer jener Auslösung um ein vielleicht vieltausendfaches übertrifft und mit ersterer nur noch durch zahllose Mittelglieder zusammenhängt. Derartigen Auslösungen entspricht vielmehr auf dem Erregungsgebiet das, was ich als Ekphorie mnemischer Erregungen bezeichnet habe. Als solche kann ein einfacher, nur einen Sekundenbruchteil dauernder Anstoß einen Ablauf von Erregungsketten bewirken, der, wenn es sich um ein langes, auswendig gelerntes Dicht- oder Musikwerk handelt, viele Stunden dauert. Die Auslösung einer Originalerreguug durch einen Reiz unterscheidet sich von der Ekphorie einer mnemischen Erregung in folgenden zwei charakteristischen Grundzügen.

1. Die Dauer der Hauptphase der Originalerregung entspricht genau der Dauer des Reizes, weshalb wir auch jene Phase als synchrone Phase bezeichnen. Die Dauer einer mnemischen Erregung ist im Gegensatz dazu nicht durch die Dauer eines gleichzeitigen, sondern durch die Dauer eines früheren Reizes (desjenigen, der engraphisch gewirkt hat) bestimmt.

2. Die sogen. Intensität der Originalerregung steht in einer bestimmten Beziehung zur Größe des sie auslösenden Reizes. Die Intensität einer mnemischen Erregung dagegen ist ebenso wie ihre Dauer durch die Beschaffenheit eines früheren Reizes bedingt. (Dies gilt für die Intensität im engeren Sinne, nicht für die Vividität der mnemischen Erregung. Vgl. darüber die „mnemischen Empfindungen“ S. 238, 249, 386.)

Ehe ich nunmehr daran gehe, die Ergebnisse unserer Untersuchung in einer abschließenden Definition zusammenzufassen, muss ich noch kurz auf die Frage eingehen, ob es nicht Fälle gibt, in denen wir gezwungen sind, den Reiz nicht als eine Bedingung von längerer oder kürzerer Dauer, sondern als die Veränderung einer solchen Bedingung zu definieren. Ich will an zwei, ich möchte sagen klassischen Beispielen nachweisen, wie die ungebührliche

Hervorhebung des Begriffs der Veränderung, die sich psychologisch daraus erklärt, dass sich uns der Eintritt und das Aufhören einer Reizwirkung meist durch eine Veränderung der Form oder des sonstigen Verhaltens des gereizten Objekts manifestiert, dem Verständnis der reizphysiologischen Tatbestände hindernd in den Weg tritt[10]).

Nach dem berühmten, von du Bois-Reymond aufgestellten „allgemeinen Gesetz der Erregung" soll der elektrische Strom nicht erregend wirken durch seine absolute Dichte, sondern durch seine Veränderung derselben von einem Augenblick zum anderen; und zwar wäre die Anregung zur Bewegung, die diesen Veränderungen folgt, um so bedeutender, je schneller sie bei gleicher Größe vor sich gehen oder je größer sie in der Zeiteinheit sind.

Nun hat sich in der Folgezeit herausgestellt, dass die (negativ ausgedrückte) Hauptthese sich nicht aufrecht erhalten lässt, und dass im Gegenteil durch den in gleicher Dichte fließenden Strom stets eine dauernde Erregung ausgelöst wird, die sich allerdings zuweilen nicht über weitere Gebiete der reizbaren Substanz fortpflanzt, sondern örtlich beschränkt bleibt und sich auch nicht immer am Erfolgsorgan in stetiger Weise ausprägt. Die dauernde erregende Wirkung durch den in gleicher Dichte fließenden Strom lässt sich aber stets auf dem einen oder dem anderen Wege nachweisen, ob man das Erfolgsorgan nun direkt oder durch Vermittlung mit dem Nerven reizt[11]).

---

10) Verworn gibt in seiner allgemeinen Physiologie (5. Aufl. 1909, S. 411) folgende Definition des Reizes: „Reiz ist jede Veränderung in den äußeren Lebensbedingungen." Dieser Definition fehlt meiner Ansicht nach in erster Linie der Hinweis auf das, was den Reiz als solchen charakterisiert: seine Beziehung zu einer bestimmten Komponente der erregungsenergetischen Situation. Ist die Definition dadurch viel zu weit gefasst, so wird sie zweitens durch den Zusatz „äußere" zu Lebensbedingungen ungebührlich eingeengt. Wissen wir doch, dass ein im Inneren des Organismus zur Wirksamkeit gelangender Druck, ein in seinem Inneren produziertes chemisches Agens genau so als Reiz wirkt, wie derselbe Faktor, wenn er im Gewande der „äußeren" Lebensbedingung auftritt. Eine Definition endlich, die den Reiz nicht als Bedingung, sondern als Veränderung einer Bedingung charakterisiert, täuscht über ein fundamentales Verhältnis seiner Beziehung zur Erregung, das zeitliche, und führt überhaupt auf Abwege, wie ich dies schon in der Mneme (2. Aufl. S. 4—8) ausführlich dargelegt habe und wie es sich auch aus den im Text der vorliegenden Arbeit noch zu erörternden Beispielen klar ergibt.

11) Ich gehe hier natürlich nicht ausführlich auf die Tatsachen ein, aus denen sich dieser Schluss mit Notwendigkeit ergibt. In bezug auf die direkte Reizung sowohl des quergestreiften wie des glatten Muskels beweist vor allem die Schließungsdauerkontraktion unwiderleglich, dass der konstante Strom den Vorgang der Erregung während der ganzen Dauer seines Fließens auslöst (vgl. Biedermann, Elektrophysiologie, Jena 1895, S. 159). Derselbe Schluss ist auch aus der Tatsache zu ziehen, dass die Öffnungskontraktion um so kräftiger ausfällt, je länger die Durchströmung gedauert hat. Ebenso lässt sich aber auch für die indirekte (vom

Während die Intensität der Erregung in erster Linie von der Intensität, Dichte und Dauer des Stroms abhängt, ist, wenn der Erfolg der Erregung am Muskel abgelesen wird, dieser Erfolg auch noch abhängig von der Steilheit des Ansteigens der Stromintensität. Bei rasch zuckenden Muskeln ist ein steiler Einfall, bei langsam reagierenden ein wenig steiler für die Erzeugung einer Kontraktion günstiger. Durch diese Eigentümlichkeiten wird indessen nichts an der Grundtatsache geändert, dass der elektrische Strom als dauernde energetische Bedingung, nicht aber bloß durch sein Auftreten, Verschwinden oder die Veränderungen seiner Dichte erregend auf die reizbaren Substanzen wirkt. Auch diese Reizkategorie fällt also vollkommen unter die von uns aufgestellte Definition des Reizbegriffs.

Nur kurz will ich endlich noch auf ein Beispiel aus der Pflanzenphysiologie eingehen, das man uns vielleicht bei oberflächlicher Betrachtung als mit unserer Definition unvereinbar entgegenhalten wird, das aber bei genauerer Untersuchung nur wieder die allgemeine Gültigkeit der von uns gewonnenen Ergebnisse beweist.

Bekanntlich werden bei Pflanzen in vielen Fällen Bewegungen durch Beleuchtungswechsel hervorgerufen, und infolgedessen wird der Beleuchtungswechsel von Botanikern nicht selten als Reiz bezeichnet. Das sind also, so könnte man daraufhin sagen, Fälle, in denen der Reiz naturgemäß als die Veränderung einer Bedingung zu bezeichnen wäre[12]). Der Fehler dieser Schlussfolgerung liegt in folgendem. Es lässt sich nichts dagegen einwenden, wenn man sich so ausdrückt, dass die Bewegung durch den Wechsel hervor-

---

Nerven aus erfolgende) Muskelreizung die dauernde Erregung durch den in gleicher Dichte fließenden elektrischen Strom bei Wirbeltieren wie bei Wirbellosen überzeugend beweisen, obwohl es von anderen Umständen abhängt, ob sich diese Dauerregung am Erfolgsorgan (Muskel, drüsige Organe) ausprägt oder nicht (vgl. darüber Biedermann, Elektrophysiologie S. 540—601).

Auch der zweite Teil der du Bois'schen These, der besagt, dass, je steiler die Intensitätsschwankung, um so stärker die erregende Wirkung sei, ist nicht allgemein zutreffend. Es ist richtig für den rasch zuckenden quergestreiften Muskel des Froschs, aber trifft schon nicht mehr bei dem langsamer reagierenden Muskel der Kröte zu und versagt ganz bei den noch trägeren kontraktilen Substanzen (glatten Muskeln u. s. w.). Bei letzteren wirken, wie besonders Grützner nachgewiesen hat, langsam verlaufende Reize viel adäquater als jäh ansteigende, die oft, statt Kontraktionen auszulösen, nur die Gewebe schädigen.

12) Ganz etwas anderes und im Prinzip vom Beleuchtungswechsel zu unterscheiden ist der Temperaturwechsel, der oft mit dem ersteren zusammen in einen Topf geworfen wird. Bringt man eine Pflanze aus einer Temperatur von 10° in eine solche von 15°, so erfolgt, bis die Temperatur des Pflanzenkörpers, die natürlich auch zunächst 10° beträgt, sich mit der von 15° der neuen Umgebung ausgeglichen hat, eine thermische Energiewanderung, die natürlich im Sinne unserer Definition als Reiz wirkt. Beim Beleuchtungswechsel kommt dagegen eine solche Energiewanderung nicht in Frage.

gerufen oder bedingt wird, ganz entsprechend wie bei der Muskelreizung durch den elektrischen Strom, bei der man den Muskel nur dann eine neue Bewegung ausführen sieht, wenn der Strom kommt oder verschwindet oder in seiner Intensität schwankt. In beiden Fällen wirkt als Reiz, d. h. als erregungsauslösend die energetische Bedingung als solche, also in dem einen Falle, wie wir gesehen haben, der konstant fließende elektrische Strom, im anderen die Anwesenheit oder die Abwesenheit des Lichts. Bei der elektrischen Reizung der Muskeln sahen wir, dass die Steilheit der Intensitätsschwankung des Reizes wenigstens in gewissen Fällen erregungsfördernd wird. Bei Pflanzen lässt sich nicht einmal dies mit Sicherheit nachweisen, vielmehr werden, soweit die bisherigen Beobachtungen reichen, im wesentlichen dieselben Erfolge erzielt, ob man nun den Lichtwechsel ganz plötzlich vornimmt, oder ihn durch besondere Einrichtungen ganz allmählich von Hell zu Dunkel oder Dunkel zu Hell im Verlaufe mehrerer Stunden eintreten lässt.

Noch deutlicher geht aber die dauernd erregende Wirkung der Anwesenheit (bezw. Abwesenheit) des Lichts aus dem Umstande hervor, dass die Belichtung oder Verdunklung in vielen Fällen eine verhältnismäßig sehr lange Dauer haben muss, ehe überhaupt eine merkliche Bewegungsreaktion ausgelöst wird, dass diese Reaktion mit der Dauer der Belichtung zunimmt und zuweilen erst nach vielstündigem Verweilen im Licht oder Dunkeln ihren Maximalwert erreicht. Bei den Blättern von *Phaseolus* bedarf es z. B. einer etwa zehnstündigen Beleuchtung, um diesen Maximalwert zu erreichen[13]). Während ihrer Dauer wirken also Licht und unter Umständen auch Dunkelheit erregend auf die reizbare Substanz der Pflanze, ganz wie der elektrische Strom auf die des Muskels und Nerven, und die Gefahr des Missverständnisses wird ganz unnötigerweise heraufbeschworen, wenn man in diesen Fällen den Wechsel oder die Veränderung als den Reiz bezeichnet. Nur wenn man die Dauer der Erregung in ihrer Bedingtheit von der Dauer des Reizes zur Basis der Darstellung macht, kann man tiefer in das Verständnis der engraphischen Wirkungen jener Erregungen (sogen. Nachwirkungen) eindringen und sich vor der irrigen Auffassung bewahren, dass eine Pflanze sich unter photisch indifferenten, reizlosen Bedingungen befindet, wenn man sie in dauernder Belichtung hält. Eine so gehaltene Pflanze befindet sich vielmehr, wie ich bereits in einer früheren Arbeit gezeigt habe[14]), unter der Bedingung einer außerordentlich starken einseitigen Induktion.

13) W. Pfeffer, Untersuchungen über die Entstehung der Schlafbewegungen der Blattorgane. Abhandl. d. math. phys. Kl. d. K. Sächs. Ges. d. Wiss. 30. Bd., 1907, S. 355.

14) R. Semon, Hat der Rhythmus der Tageszeiten bei Pflanzen erbliche Eindrücke hinterlassen? Biol. Centralbl., 28. Bd., 1908, vgl. bes. S. 237—243.

Nachdem wir gefunden haben, dass auch die beiden zuletzt erörterten, auf den ersten Blick vielleicht zweifelhaft erscheinenden Gruppen von Tatsachen durchaus und ausschließlich unter die Reizdefinition fallen, die sich uns als das Resultat der vorliegenden Untersuchung ergeben hat, geben wir dieser Definition nunmehr abschließend folgende Fassung: Als Reiz bezeichnen wir eine aus der elementarenergetischen Situation resultierende Bedingung (kürzer ausgedrückt, eine elementarenergetische Bedingung), deren Auftreten, Dauer und Verschwinden bei Erfüllung der allgemeinen Bedingungen das Auftreten, die Dauer bezw. das Verschwinden einer Komponente der erregungsenergetischen Situation im Gefolge hat. Durch sie wird also jene Komponente, die einzelne Originalerregung, nicht nur „ausgelöst", sondern während ihrer Dauer auch aufrecht erhalten, und zu ihren Größenverhältnissen steht die Intensität der durch sie bedingten Erregung in einem bestimmten Abhängigkeitsverhältnis.

Dieser Definition möchte ich schließlich noch folgenden, die Auffassung der Intensitätsschwankung erläuternden Zusatz beifügen. Von unserem Standpunkt stellt sich jede hinreichend ausgiebige Intensitätsschwankung einer als Reiz wirkenden elementaren Energie dar als der Eintritt einer neuen elementarenergetischen Bedingung, also als Ersatz des bisher wirksamen Reizes durch einen anderen, sozusagen neuen Reiz. Diesem veränderten Reiz entspricht ein veränderter Erregungszustand, der sich bei hinreichender Größe des Unterschiedes durch veränderte Reaktionen manifestiert. Ein besonderes Moment ergibt sich dabei nur insofern, als in manchen Fällen, die Steilheit der Schwankung also der mehr oder weniger plötzliche Übergang von dem einen Erregungszustand in den anderen von Bedeutung für gewisse Eigentümlichkeiten dieses zweiten Erregungszustandes bezw. für das Auftreten oder Ausbleiben gewisser Reaktionen ist: Reaktion des quergestreiften Muskels auf Intensitätsschwankungen des elektrischen Stroms; manche Empfindungsreaktionen, bei denen Adaptation stattfindet und ein allmähliches „Einschleichen" in stärkere bezw. schwächere Intensitäten ohne bemerkbare Neureaktion möglich ist, etc. In anderen Fällen aber ist die Steilheit der Schwankung von keiner oder doch von keiner ausgesprochenen Bedeutung für den schließlichen Erfolg: Verhalten der langsam reagierenden kontraktilen Substanzen gegen Intensitätsschwankungen des elektrischen Stroms; Unabhängigkeit des Reizerfolgs bei den Schlafbewegungen der Blattorgane von dem plötzlichen oder ganz allmählichen Übergang von Hell zu Dunkel oder Dunkel zu Hell, etc.

Soweit ich den Gegenstand übersehe, dürften sich nunmehr der Durchführung unserer Definition auf keinem reizphysiologischen Ge-

biet und in keiner Hinsicht Schwierigkeiten entgegenstellen. Als das Wesentliche an ihr betrachte ich, dass sie von der Erkenntnis ausgeht, 1. dass der Reiz sich nur mit Rücksicht auf seinen Erfolg, also nur als die Beziehung definieren lässt, die zwischen einer bestimmten Bedingung der elementarenergetischen Situation und einer Komponente der erregungsenergetischen Situation festzustellen ist, 2. dass der zeitliche Charakter dieser Beziehung in den Vordergrund zu setzen ist (Synchronie des Reizes mit der Hauptphase der Erregung), 3. dass diese Definition gestattet, auch Bedingungen, die sich aus der Abwesenheit gewisser Faktoren (Licht, Sauerstoff u. s. w.) ergeben, als Reize zu bezeichnen und 4. dass, indem sie Reizauslösung und Ekphorie auf einfache Weise zu trennen gestattet, sie damit ein weiteres gut verwendbares Kriterium liefert, um die beiden Grundformen der Erregung, die Originalerregung und die mnemische Erregung scharf zu unterscheiden.

Bemerkungen über vegetative und reproduktive Erscheinungen bei Thalassicolla.

Von Dr. Theodor Moroff.

Mit Textabbildungen.

Im nachfolgenden erlaube ich mir kurz über die Resultate meiner Untersuchungen an *Thalassicolla* zu berichten; die ausführliche Arbeit wird in einer anderen Zeitschrift erscheinen. Zu meinen Untersuchungen standen mir eine größere Anzahl meistens erwachsener Tiere zur Verfügung.

Zuerst möchte ich mit einigen Worten der Entstehung der Pigmentschicht Erwähnung tun. In den jüngeren Tieren verdankt sie ihren Ursprung den Restkörpern der ausschwärmenden symbiotischen Algenzellen. In den späteren Stadien von *Thalassicolla* können jedoch letztere nicht mehr bis zum Ende ihre Entwickelung durchmachen; vielmehr zerfallen sie frühzeitig; ihr Körper wird verdaut; die unverdauten Überreste kommen zu der Pigmentschicht und tragen bedeutend zu ihrer Verstärkung bei.

Von den Bestandteilen der Zentralkapsel selbst lenkt infolge seiner außerordentlichen Größe zuerst der Kern die Aufmerksamkeit des Beobachters auf sich. In seiner feinwabigen bis granulierten Grundsubstanz (Kernsaft, Brandt) sind eine größere Menge Chromatinfäden zu sehen, die in seiner Mitte zu einem sphärischen Gebilde etwas stärker verdichtet sind. Zwischen ihnen sind in größerer Menge Nukleolen (Karyosome) von wechselnder Gestalt und Größe vorhanden, die mehr an der Peripherie der Sphäre verteilt sind. Die Chromatinfäden sind einfach verlaufend oder zu mehreren in Form von Büscheln, nicht selten in Form von Knäueln

vereinigt. Für gewöhnlich steht eine größere Anzahl benachbarter Chromatinfadenverdichtungen durch einfache Fäden miteinander in Verbindung, wodurch reich verästelte Verzweigungen hervorgerufen werden.

Wie bereits Brandt, Hartmann und Hammer konstatiert haben, haben die Nukleolen ihre Entstehung den Chromatinfasern zu verdanken. Gewöhnlich findet an einzelnen Stellen eine starke Vermehrung der Chromatinfäden statt, wobei sich diese gleichzeitig miteinander verfilzen. Bald darauf tritt zwischen ihnen eine homogene Substanz auf, die immer stärker wird, bis die Fäden darin nicht mehr zu unterscheiden sind und das ganze Gebilde das Aussehen und die Struktur der Nukleolen bekommt.

Die fertigen Nukleolen sind von keinem langen Bestand, da sie bald einer Auflösung anheimfallen; an ihrer Stelle werden neue gebildet, die dasselbe Schicksal erleiden u. s. w., so dass die Nukleolenbildung aus den Chromatinfäden keine gelegentliche Erscheinung ist, sondern sie stellt einen lebhaften, mit der vegetativen Tätigkeit der Zelle in engster Beziehung stehenden Prozess dar. Durch die lebhafte Nukleolenauflösung findet andererseits eine starke Vermehrung der Kernsubstanz statt, d. h. durch die Nukleolenauflösung wird das Kernwachstum hervorgerufen. Der Kern treibt an seiner Oberfläche einfache oder verzweigte Auswüchse, die sich bald ablösen und mit dem Plasma vermischen. Auf diese Weise findet ein äußerst lebhafter Stoffaustritt aus dem Kerne statt. Über die Menge des aus dem Kerne austretenden Chromatin kann man sich am besten eine Vorstellung aus den die ganze Kernoberfläche bedeckenden Kernauswüchsen machen. Mitunter treten auch größere Nukleolenstücke aus dem Kerne aus.

Es werden außerdem zwischen den oder an den Chromatinfäden selbst kleine bläschenförmige oder homogene Chromatinkörnchen gebildet, die bald ins Plasma übertreten. Hier lösen sie sich jedoch nicht auf, wie diejenigen, welche durch den Zerfall der Nukleolen entstanden sind, sondern bleiben weiter bestehen. Sie wachsen zu den sogen. Eiweißkugeln mit ihren Konkretionen heran. Das Wachstum der *Thalassicolla* wird also vornehmlich durch die große Menge des aus dem Kerne austretenden Chromatins verursacht.

Mit dem Beginn der reproduktiven Tätigkeit lösen sich zuerst die Eiweißkugeln auf, indem sie meistens in größere und kleinere Körnchen zerfallen. Letztere färben sich zuerst mit Chromatinfarbstoffen, bald erfahren sie jedoch eine weitgehende chemische Umänderung und zeigen nur mehr die Eigenschaften des Fettes. Gleichzeitig löst sich ein großer Teil des Kernes auf, wodurch er an Umfang bedeutend abnimmt. Außerdem treten in bedeutender Menge Chromidien in Form von Körnchen und Stäbchen aus dem-

selben heraus, welche sich im Plasma verteilen. Der größte Teil der im Kerne vorhandenen Chromatinfäden wandeln sich in Nukleolen um, an ihre Stelle treten jedoch keine neuen mehr. Dadurch wird die aus den Chromatinfäden bestehende Sphäre bedeutend kleiner. Die meisten der übrig gebliebenen Chromatinfasern ordnen

Fig. 1. *Thalassicolla.* Ein Teil vom großen Kern und vom Plasma der Zentralkapsel. An der Kerngrenze sind zwei sekundäre (Geschlechts-)Kerne zu sehen. Vergr. $^{1800}/_{1}$.

sich radiär um einen zentralen Punkt an. Die wabige Struktur des Kernes erfährt ebenfalls eine strahlige Umordnung. Im Zentrum der Strahlung konnte jedoch kein Centriol konstatiert werden. Diese Erscheinungen am Kerne sind sowohl an den Individuen mit Isosporenbildung als auch an den mit Anisosporenbildung zu be-

obachten. Offenbar kommt es in allen Fällen zur Bildung einer ersten Spindel, die ich jedoch nicht beobachten konnte.

Bei den Individuen mit Isosporenbildung fand ich bei ein wenig älteren Individuen in dem großen Kern eine begrenzte Anzahl ganz kleiner Kerne, die sich durch die strahlige Umordnung der umgebenden Kernsubstanz kundgaben. Sie befinden sich in lebhafter Vermehrung; überall sind sie an die Kernperipherie hinausgerückt, wo sie gleichmäßig verteilt zu sehen sind. In Fig. 1 ist ein Teil des Kerns und des Plasmas gezeichnet. In dem ersteren sieht man dicht an der Kernperipherie angeschmiegt zwei von diesen Tochterkernen, die sich in Teilung befinden. Außer diesen Tochterkernen ist noch eine beträchtliche Anzahl Chromatinkörnchen im Kerne zu sehen, letztere verschwinden jedoch bald.

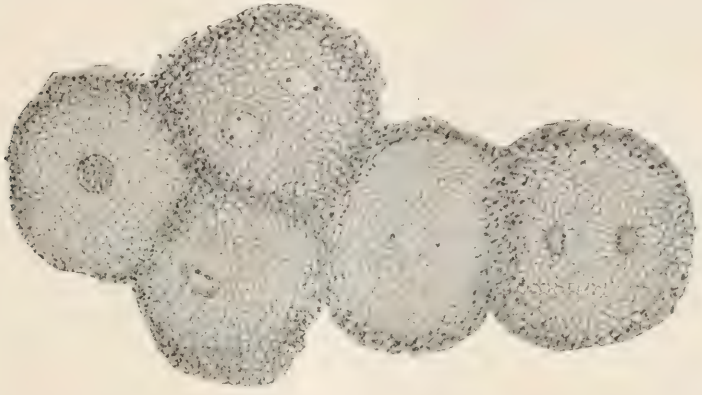


Fig. 2. *Thalassicolla*. Mehrere in verschiedenen Teilungsstadien begriffene Sekundärkerne, die sich in dem chromidienfreien Plasma befinden. Vergr. $^{1700}/_{1}$.

Der große Kern zerfällt durch Zerdehnung in eine Anzahl Partien, die je einen oder mehrere der Tochterkerne in sich enthalten. Diese Kernpartien verteilen sich gleichmäßig im Plasma, wobei sie in noch kleinere Stücke zerfallen. Dadurch entstehen eine große Anzahl von Kernen, die sich von dem umgebenden Plasma nur dadurch unterscheiden, dass in letzterem eine große Menge von Chromidien in Form von Körnchen verteilt ist, die ihm ein stark gekörneltes Aussehen verleihen. Im übrigen haben die Kerne eine ähnliche wabige Struktur angenommen wie das Plasma und sind in dieser Hinsicht nicht mehr von ihm zu unterscheiden. Daher wird im folgenden von chromidienhaltigen und chromidienfreien Plasmapartien gesprochen. In der Mitte der chromidienfreien Stellen sind die winzig kleinen Tochterkerne zu sehen, die sich in äußerst lebhafter Vermehrung befinden. Im Ruhestadium stellen sie ganz kleine Bläschen von ca. 3 μ dar. Das Chromatin ist entweder diffus oder in Form ganz kleiner Körnchen darin ver-

teilt. In der Mitte ist ein größeres Körnchen vorhanden, das die Kernteilung zu leiten scheint. Möglicherweise stellt es ein Centriol dar (Fig. 2). Zuerst teilt sich das Körnchen in zwei Stücke, die in entgegengesetzter Richtung zur Kernperipherie hinwandern, ohne jedoch ins Plasma überzutreten. Hier treten noch einige Körnchen auf, die sich mit dem Centriol in einer Reihe stellen. Dadurch kommen zwei Körnchenreihen zustande, die die auseinanderrückenden Platten des sich teilenden Kerns darstellen könnten. Nachdem sich die beiden Platten voneinander beträchtlich entfernt haben, werden die Tochterkerne rekonstruiert. Mitunter kann eine starke Strahlung zwischen den Tochterkernen entstehen.

Zuerst befinden sich die Chromidialkörnchen in beträchtlicher Entfernung von den Kernen. Später rückt jedoch eine ansehnliche Anzahl dieser Chromatinkörnchen zu den Kernen hin und verdichtet sich um sie herum (Fig. 3). Bei den späteren Kernteilungen werden

Fig. 3.

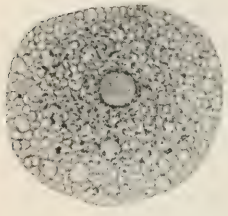


Fig. 4.

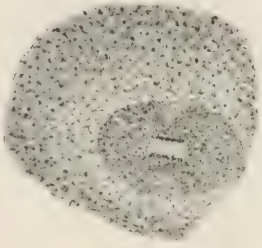


Fig. 3. *Thalassicolla.* Ein Stadium der Kernvermehrung, in welchem die Chromidien zum Kerne hinwandern. Verg. $^{1700}/_{1}$.
Fig. 4. *Thalassicolla.* Ein in Teilung begriffener Sekundärkern, um den die bereits verdichteten Chromidien zu sehen sind. Vergr. $^{1700}/_{1}$.

auch die Chromidialkörnchen ziemlich gleichmäßig auf die Tochterkerne verteilt. Im weiteren Verlaufe entstehen oft Bilder, bei denen man meinen könnte, dass die Chromidialkörnchen den ganzen Kern repräsentieren und die darin eingeschlossenen echten Kerne nur die Centrosomen darstellen. Später verdichten sich die Chromidialkörnchen noch mehr, so dass der darin eingeschlossene Kern in vielen Fällen nicht mehr unterschieden werden kann. Er verliert jedoch kaum seine Individualität (Fig. 4).

Diese Chromidien erinnern lebhaft an die sogen. Mitochondrien (Chromidien), die von Meves, Duesberg, Wassilieff etc. bei der Spermiogenese verschiedener Insekten beschrieben wurde. Offenbar bekommt jeder Schwärmerkern bei *Thalassicolla* einen Teil dieser Chromidien, die möglicherweise zu ähnlichen Funktionen verwendet werden wie die Mitochondrien bei den Insektenspermien. Die letzten Kernteilungen zu beobachten gelang mir nicht.

Bei anderen Individuen unterscheiden sich die Tochterkerne von den soeben beschriebenen nur dadurch, dass sie viel dichter, nukleolenähnlich aussehen, wodurch auch die Teilungsfiguren etwas

anders aussehen; das übrige ist im Prinzip gleich. Offenbar handelt es sich hier um eine andere Art.

Bei der sogen. Anisosporenbildung gelang es mir ebenfalls nicht, die Bildung der ersten Spindel zu sehen. Ich habe Stadien beobachtet, wo das Strahlungszentrum der Sphäre aus ihrer Mitte hinausgerückt war und mit letzterer zur Kernperipherie hingewandert war. In späteren Stadien war der große Kern nicht mehr zu konstatieren, dafür waren eine Anzahl kleine, homogene Sekundärkerne zu sehen, die im Plasma zerstreut waren. Diese Kerne lockern sich auf und erfahren eine lebhafte Vermehrung durch Zweiteilung, oder aber sie zerfallen, nachdem sie bis zu einer beträchtlichen Größe herangewachsen sind, gleichzeitig in mehrere Tochterkerne; die kompakten Kerne können sich ebenfalls teilen. Es entsteht dadurch

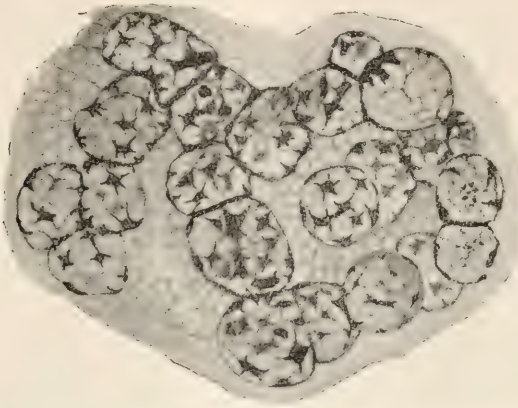


Fig. 5. *Thalassicolla.* Kernfiguren aus anisosporenbildenden Individuen. Verg. $^{1700}/_{1}$.

eine große Menge von Kerngruppen (Nester), die zuerst isoliert im Plasma zu sehen sind. Später rücken infolge der starken Vermehrung die Kerne dicht aneinander. Dadurch bekommt man den Eindruck, als ob das Plasma von einem Chromidialnetz eingenommen würde, woraus die Schwärmerkerne entstehen. Bei diesen Kernteilungen ist kein Centrosom resp. Centriol zu sehen.

Es gelang mir außerdem nicht, eine Verschiedenheit in der Struktur und der Größe der Kerne zu konstatieren, die man als einen Dimorphismus deuten könnte. Brandt gibt nämlich an, dass in einem und demselben Tier sowohl die Makro-, als auch die Mikrogameten gebildet werden. Diese Angabe wurde in neuester Zeit von Hartmann und Hammer bestätigt. Andererseits hat aber Borgert auch mitotische Kernteilungen bei anisosporenbildenden Individuen beschrieben, eine Beobachtung, die wiederum von Hartmann und Hammer bestätigt wurde. Es ist daher auch möglich,

dass die Makro- und Mikrogameten von verschiedenen Tieren geliefert werden und dass die von den vorhin erwähnten Autoren gemachte Deutung der Bilder sich als unzutreffend erweisen könnte.

Wien, Oktober 1909.

Literaturverzeichnis.

Borgert, A. (1909). Untersuchungen über die Fortpflanzung der tripyleen Radiolarien. Arch. f. Protistenk. Bd. 14, S. 134—261, Taf. 11—17.

Brandt, R. (1905). Beiträge zur Kenntnis der Colliden. Arch. f. Protistenk. Bd. 6, p. 245—272, Taf. 11—14.

Hartmann, M. (1909). Polyenergide Kerne. Biol. Centralbl. Bd. 29, S. 481—487, 491—506.

— u. Hammer, E. (1909). Untersuchungen über die Fortpflanzung der Radiolarien. Sitzungsber. d. Gesellsch. Naturf. Freunde zu Berlin. Jahrg. 1909, S. 228—248, Taf. 3.

Hertwig, R. (1876). Zur Histologie der Radiolarien. 91 S., 5 Taf.

— (1879). Der Organismus der Radiolarien. 149 S., 10 Taf., Jena.

Über getrennte Vererbung der Geschlechter.

(Vorläufige Mitteilung.)

Von **J. C. H. de Meijere** (Hilversum).

Von Herrn Edw. Jacobson auf Java angestellte Züchtungsversuche mit dem im weiblichen Geschlechte polymorphen *Papilio Memnon* L.[1]), deren Resultate er mir gestattete, hinsichtlich der Vererbungsgesetze zu untersuchen, veranlassten mich, mich mit der Vererbung sekundärer Geschlechtsmerkmale und das gegenseitige Verhalten der Geschlechter bei der Vererbung überhaupt zu beschäftigen. Einige Ergebnisse meiner bezüglichen Untersuchungen möchte ich in dieser vorläufigen Mitteilung niederlegen.

Was zunächst *Papilio Memnon* selbst anlangt, so ergab sich, dass bei diesem Schmetterling, von welchem das immer gleiche Männchen auf Java drei verschiedene weibliche Formen (die *Achates*-, *Agenor*- und *Laomedon*-Form) besitzt, das Hervortreten dieser drei Formen von der Mendel'schen Regel beherrscht wird, unter der Voraussetzung, dass sich auch in das Männchen die weibliche Farbe vererbt, und wohl ganz wie beim Weibchen durch ein besonderes Determinantenpaar. Das Männchen besitzt neben dem Determinantenpaar für seine eigene Farbe (MM) noch ein Paar für die weibliche, welches Paar in diesem Falle aus allen möglichen Kombinationen der drei weiblichen Formen, welche drei Stufen einer selben allelo-

1) Ein ausführlicher Bericht über diese Zuchten von der Hand Jacobson's ist in Bd. LII, 1909, S. 125 der Tijdschrift voor Entomologie erschienen. Meine bezüglichen Untersuchungen wird Heft 3 der Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre Bd. III, 1910, enthalten.

morphen Reihe bilden, zusammengesetzt sein kann. Die nähere Untersuchung der von Jacobson äußerst genau gezüchteten Familien, eine bis in die 5. Generation, ergab, dass die *Achates*-Form dominiert über die beiden anderen, und die *Agenor*-Form über die *Laomedon*-Form. Es gibt also z. B. Männchen mit den Determinanten MM (männliche Farbe), Ach. Ag. (weibliche Farbe), und umgekehrt Weibchen mit den Determinanten MM (männliche Farbe), Ach. Ag. (weibliche Farbe); letztere werden wegen der Dominanz von *Achates* das Kleid dieser Form tragen. Werden zwei solche Tiere gekreuzt, dann ergibt sich für die männliche Farbe die Formel MM × MM = MM (alle Männchen bleiben also von der Farbe des Vaters); für die weibliche Farbe Ach. Ag. × Ach. Ag. = $^1/_4$ Ach. Ach. + $^1/_2$ Ach. Ag. + $^1/_4$ Ag. Ag. Indem das Zahlenverhältnis zwischen den beiden Geschlechtern ein konstantes ist (bei dieser Art nach Jacobson's Zuchten ca. 46 Männchen auf 54 Weibchen), wird immer das gleiche Prozent von jeder Kombination zu Weibchen; von der MM, Ach. Ag.-Form z. B. wird also 46 % zu Männchen, 54 % zu Weibchen, so dass auch die verschiedenen Weibchen nach dem Mendel'schen Zahlenverhältnis vorhanden sein müssen; in diesem Fall werden also unter den Weibchen $^3/_4$ wie *Achates*, $^1/_4$ wie *Agenor* aussehen. Bei den Männchen findet sich dasselbe Zahlenverhältnis, aber in ganz unsichtbarer Weise, und nur bei weiteren Zuchten sich offenbarend. Bei der Kombination MM, LL × MM, LL (L = *Laomedon*) werden alle gezüchteten Weibchen nach der Formel LL × LL = LL zu der *Laomedon*-Form gehören, u. s. w..

Das hier erhaltene Ergebnis führt also zum Schlusse, dass die sekundären Geschlechtsmerkmale des einen Geschlechts in dem anderen unsichtbar vorhanden sind, aber dennoch, wie jede sichtbare Eigenschaft, durch je zwei Determinanten vertreten sind, welche sich bei der Vererbung in ganz derselben Weise benehmen wie die Determinanten der sichtbar getragenen Eigenschaften.

Die schon von Darwin vielfach hervorgehobene, aber immer in ihrem Wesen noch wenig gekannte Vererbung der Merkmale durch das andere Geschlecht erfährt hiermit eine bedeutend genauere Präzisierung. Jedes Männchen enthält nicht nur im allgemeinen die besonderen Merkmale des Weibchens seiner Art, sondern eines ganz bestimmten Weibchens und die gewöhnlichen Vererbungsgesetze sind auch für diese latenten Geschlechtsmerkmale von Geltung.

Es lag jetzt nahe, zu untersuchen, wie sich die Sache verhält, wenn wir es mit einer Eigenschaft zu tun haben, welche in beiden Geschlechtern vorhanden sein kann, also nicht sekundär geschlechtlicher Natur ist. So z. B. der Melanismus bei einem Schmetterling, wie derjenige der Var. *ferenigra* von *Aglia tau*. Hier kann das melanistische Kleid sowohl bei dem Männchen wie bei dem

Weibchen zutage treten und es fragt sich jetzt, ob auch in einem solchen Fall das weibliche und das männliche Kleid durch besondere Determinantenpaare in beiden Geschlechtern vertreten sind. Gibt es für die Färbung beider Geschlechter zusammen nur ein einziges Paar, dann muss bei einem bestimmten Individuum diese Färbung für beide Geschlechter die gleiche sein; gibt es dahingegen zwei verschiedene Paare, dann braucht dies nicht der Fall zu sein und kann z. B. ein helles Männchen, was die weibliche Farbe anlangt, zu der melanotischen Form gehören, und überdies kann es bei der Dominanz der Form *ferenigra* bezüglich dieser weiblichen Form homo- oder heterozygot sein, also nach der für *Papilio Memnon* angenommenen Bezeichnungsweise der Formel TT, FF oder TT, FT entsprechen, wenn T die gewöhnliche helle *tau*-Form, F die Form *ferenigra* bedeutet. Bei der Annahme eines einzigen Determinantenpaares würde nur das Paar TT vorhanden sein. Wie sich in Wirklichkeit die Sache verhält, wird sich bei der Kreuzung ergeben. Bei letztgenannter Annahme kann die Kreuzung zweier dunkler Exemplare der Formel FF × FF = FF,

oder FF × FT = $^1/_2$ FF + $^1/_2$ FT

oder FT × FT = $^1/_4$ FF + $^1/_2$ FT + $^1/_4$ TT entsprechen,

und es ist von vornherein kein Grund vorhanden, weshalb die erwähnten Kombinationen nicht gleichartig auf beide Geschlechter verteilt sein sollten. Ich wähle gerade dieses Beispiel, weil diese Kreuzung seinerzeit von Standfuß mit dem Resultat ausgeführt wurde, das er aus 89 abgelegten Eiern von *ferenigra*-Männchen × *ferenigra*-Weibchen

10 Männchen, 21 Weibchen *tau*

34 „ 21 „ *ferenigra* erhielt, also 31 *tau* : 55 *ferenigra*, was keinem der obigen Möglichkeiten entspricht. Auch die eigentümliche Verteilung auf die beiden Geschlechter muss hier auffallen. Bei der Annahme zweier getrennter Determinantenpaare wäre es möglich, dass diese Kreuzung dem folgenden Schema entspricht: FT, FT × FT, TT, was für die männliche Farbe ergeben würde FT × FT = $^1/_2$ FT + $^1/_4$ FF = $^1/_4$ TT, für die weibliche Farbe FT × TT = $^1/_2$ FT + $^1/_2$ TT.

Daraus ergeben sich folgende Kombinationen:

$^1/_4$ FT, FT,
$^1/_4$ FT, TT,
$^1/_8$ FF, FT,
$^1/_8$ FF, TT,
$^1/_8$ TT, FT,
$^1/_8$ TT, TT.

Weil die Zahl der Männchen und Weibchen dieser Art fast gleich groß ist, so wird von jeder Kombination die Hälfte zu Männchen, die Hälfte zu Weibchen werden, das Zahlenverhältnis wird

dadurch also nicht geändert; weil F dominiert, ist somit von den Männchen $^3/_4$ als *ferenigra*, $^1/_4$ als *tau* typic. gefärbt, von den Weibchen $^1/_2$ als *ferenigra*, $^1/_2$ als *tau* typic., was somit den von Standfuß erhaltenen Zahlen fast genau entspricht. Ich muss gleich hinzufügen, dass sich bei den auf derselben Seite von Standfuß mitgeteilten Kreuzungen von der hellen mit der dunklen Form eine Komplikation auftut. Nach seinen Mitteilungen ergab die Kreuzung von *tau*-Männchen × ab. *ferenigra*-Weibchen:

13 Männchen, 25 Weibchen *tau*,
26 „ 11 „ ab. *ferenigra*,

also 38 *tau* : 37 ab. *ferenigra*, was der Mendel'schen Regel entspricht: nur bleibt unentschieden, warum auf die beiden Geschlechter die Farben in so ungleicher Weise verteilt sind.

Nach der gewöhnlichen Mendel'schen Regel ist obiges Resultat nur bei der Formel TT × FT = $^1/_2$ FT + $^1/_2$ TT verständlich; warum jedoch von den Männchen $^1/_3$ *tau* und $^2/_3$ ab. *ferenigra* sind, bleibt unaufgehellt.

Bei der Annahme zweier getrennter besonderer Determinantenpaare kann in obiger Kreuzung folgender Fall vorliegen:

TT, TT × FT, FT,
dies gibt für die männliche Farbe $^1/_2$ FT + $^1/_2$ TT,
für die weibliche Farbe $^1/_2$ FT + $^1/_2$ TT,

also folgende Kombinationen:

FT, FT; FT, TT; TT, FT: TT, TT, welche wieder gleichartig auf beide Geschlechter verteilt zu denken sind. Es würden also von den Männchen $^1/_2$ FT und $^1/_2$ TT, was die männliche Farbe anlangt, sein, was mit dem erhaltenen Züchtungsresultat nicht stimmt. Wir haben aber jetzt in einem Teil der Individuen die beiden Determinantenpaare FT und TT gleichzeitig, und weil beide in beiden Geschlechtern auftreten können, so liegt die Möglichkeit eines Austausches auf der Hand. Es wäre denkbar, dass bei einem Teil der zu Männchen sich entwickelnden Stücken der Kombination TT, FT die eigentlich weibliche Farbe FT, statt im latenten Zustande zu verbleiben, aktiv wird und TT latent; dann würden diese also zu FT, TT übergeben, wodurch die Zahl der dunklen Männchen vergrößert werden würde. Andererseits wäre anzunehmen, dass bei einem Teil der Weibchen TT, FT die Umwechslung in FT, TT stattfindet, was eine relativ zu große Zahl von hellen Weibchen zufolge haben würde.

Die relativ große Zahl der hellen Weibchen erklärt Standfuß dadurch, dass die Weibchen mehr zum Rückschlag geneigt sein sollen. Über die Möglichkeit eines solchen Vorgangs und über die Weise, in welcher sich dieser Prozess vollzieht, macht er keine weitere Angabe, während meine Auffassung dieses auf einen Umtauschprozess zweier Determinantenpaare zurückführen lässt. Einen

bestimmten Vorzug des Melanismus dem männlichen Geschlecht gegenüber muss auch ich hier annehmen, jedoch scheint mir obige Erklärung einfacher, als wenn man etwa auf selektive Verbindung der Determinanten für die dunkle Farbe mit männlich präformierten Gameten bei der Reduktionsteilung zurückgreifen wollte, wie es zur Erklärung solcher Verhältnisse von anderer Seite geschehen ist. Gerade durch die Fähigkeit des Umtausches wird es veranlasst, dass ein solches Merkmal, welches zunächst vielleicht nur bei dem einen Geschlecht aufgetreten ist, später in beiden Geschlechtern auftritt und also die Bedeutung eines sekundären Geschlechtscharakters verliert. Die Übertragung der Merkmale des einen Geschlechts auf das andere wird hierdurch besser verständlich; man könnte sie sich entweder durch Umtausch der korrespondierenden Determinantenkomplexe oder durch Verteilung des einen Komplexes auf beide Geschlechter und Latentwerden des korrespondierenden Komplexes des einen Geschlechts denken.

Dass sich solche Fälle, in welchen die verschiedenen Formen in bestimmter, ungleicher Weise auf die Geschlechter verteilt sind, nicht zahlreicher in der Literatur vorfinden, wird wohl dadurch veranlasst, dass in bei weitem den meisten Fällen auf das Geschlecht bei den Zuchten nicht geachtet ist. Wohl sind öfters Abweichungen von den Mendel'schen Zahlenverhältnissen begegnet worden, welche man nicht erklären konnte; es wäre möglich, dass ein nicht geringer Teil dieser Abweichungen durch eben diese Ursache veranlasst wird. Selbst das Auftreten ganz unerwarteter Formen ist nach der Theorie der getrennten Vererbung der Geschlechter möglich; so könnten aus der Kombination TT, FF × FF, TT, also zweier heller *tau*-Exemplare, dunkle Männchen und Weibchen hervorgehen.

Andererseits möchte ich darauf hinweisen, dass wohl in vielen Fällen bei geschlechtlicher Gleichartigkeit die Determinantenkomplexe für beide Geschlechter sich von vornherein immer gleichzeitig umändern, und auch die oben erwähnte verschiedene Kombination in einem und demselben Individuum überhaupt nie zu finden ist. Dann ist, auch wenn getrennte Determinantenpaare vorliegen, eine Abweichung von der gewöhnlichen Mendel'schen Regel nicht zu erwarten. Das Beispiel von *Aglia tau* scheint mir indessen darauf hinzuweisen, dass wir auf die Möglichkeit verschiedener Geschlechtsanlagen vorbereitet sein müssen und bei abnormen Zahlenverhältnissen auch diese Möglichkeit zur Erklärung ins Auge fassen müssen, dass also in den jetzt so häufigen Züchtungsversuchen die Angabe des Geschlechts der erzielten Formen nicht zu vernachlässigen ist. — Indem wir jetzt noch eine Stufe weiter gehen, so begegnen wir der Frage, ob denn nicht nur diejenigen Merkmale, welche in beiden Geschlechtern verschieden sind, sondern auch die beiden Ge-

schlechtern gemeinsamen in jedem Individuum durch gesonderte Anlagen vertreten sind. Auch hierfür scheinen mir mehrere Tatsachen zu sprechen. Ich will hier nur einige bezügliche Punkte berühren. Oft findet sich eine Variation, z. B. Kurzflügeligkeit, nur bei einem der Geschlechter. Die Ursachen, welche diese Kurzflügeligkeit hervorgerufen haben, haben also nicht auf eine allgemeine Artanlage für die Flügel, sondern auf eine bestimmte Anlage der weiblichen Flügel hinwirken müssen, woraus jedenfalls hervorgeht, dass es gesonderte männliche und weibliche Anlagen gibt. Man könnte sich denken, dass das Weibchen nur den weiblichen Komplex, das Männchen den männlichen enthält. Sobald jedoch ein derartiger sexueller Dimorphismus einmal vorhanden ist, dann lässt sich nach Analogie der Verhältnisse bei *Papilio Memnon* erwarten, dass beide Geschlechter beiderlei Komplexe mit sich führen: daraus folgt die Wahrscheinlichkeit, dass dies auch vor dem Auftreten des Dimorphismus schon der Fall gewesen ist, obschon es sich damals schwierig nachweisen ließ. Enthalten beide Geschlechter beide Komplexe, dann wäre eine Umänderung des männlichen Komplexes im Weibchen möglich, konnte also irgendeine Einwirkung auf das Weibchen aberrante männliche Nachkommen hervorrufen. Genügend konstatierte Beispiele eines solchen Ereignisses gibt es wohl nicht viele; ich möchte jedoch darauf hinweisen, dass z. B. in der Zucht von durch Frostexperimente erhaltenen aberrativen *Vanessa urticae* unter den Nachkommen des am meisten aberrativen Weibchens gerade nur einige Männchen in derselben Weise aberrativ entwickelt waren. Es lässt sich nach meiner Auffassung annehmen, dass hier außer den somatischen Zellen des Weibchens durch die Einwirkung des Frostes gerade die Determinanten der männlichen Flügelfarbe eine Abänderung erfahren haben.

Somit scheint mir auch diese Erscheinung dafür zu sprechen, dass in jedem Individuum eines getrennt geschlechtlichen Tieres ein vollständiger Determinantenkomplex eines bestimmten Individuums des anderen Geschlechts vorhanden ist. In weitaus den meisten Fällen bleibt dieser ganz latent, in vereinzelten Fällen, so z. B. im Falle von Hahnenfedrigkeit bei Hühnern tritt ein geringerer oder größerer Teil in die Öffentlichkeit. Im allgemeinen treten die verschiedenen Elemente jedes Geschlechtskomplexes in festem Zusammenhang, doch ist eine Trennung, ein partielles Aktivwerden, möglich. Auch jeder Keim enthält schon die beiden Komplexe, und desgleichen jede Eizelle und jedes Spermatozoid. Bei der Frage der Geschlechtsbestimmung ist stets das zu bedenken, dass beide Komplexe immer von vornherein vorhanden sind und es sich bei der Bestimmung immer nur um ein Überwiegen des einen Geschlechts handeln kann. Ein Umtausch durch besondere Reize des einmal bestimmten Geschlechts in das andere ist, falls der Reiz

zeitig genug einwirkt, a priori als möglich zu betrachten, wie auch von Correns betont worden ist. Das Auftreten von Männchen nach zahlreichen parthenogenetischen Generationen bei Blattläusen, Blattwespen u. s. w. erscheint demnach nicht wunderbar, während sie durch mehrere heurige Geschlechtsbestimmungshypothesen keine Erklärung finden. Auf diese Verhältnisse einzugehen, muss ich mir auf später verschieben. Nur möchte ich noch dem sehr verschiedenartig gedeuteten Gynandromorphismus einige Worte widmen. Ich möchte dieselben im allgemeinen auffassen als Fälle, wo die Konkurrenz zwischen den beiden geschlechtlichen Komplexen zu keinem einheitlichen Resultat geführt hat. Beide Anlagen sind hier teilweise im aktiven Zustande. Sogar die von Meisenheimer besonders hervorgehobenen halbierten Zwitter, in welchen die männliche Hälfte einer anderen Varietät angehört als die weibliche, sind nach dem oben bezüglich *Aglia tau* aufgeführten nicht schwer zu deuten. Eine *Aglia tau* von dem Schema TT, FT wurde, wenn zu einem halbierten Zwitter auswachsend, an der männlichen Seite der hellen, an der weiblichen der dunklen Varietät angehören. Man braucht also gar nicht mit Meisenheimer anzunehmen, dass ein solcher Zwitter von *Argynnis Paphia* z. B., welcher einerseits der typische Form, andererseits der Var. *Valesina* angehört, entstanden zu denken wäre aus der unvollkommenen Vereinigung einer Var. *typica*-Geschlechtszelle mit männlicher Geschlechtsbestimmung und einer Var. *Valesina*-Geschlechtszelle mit weiblicher Bestimmung, und ebensowenig ist mit Morgan Polyspermie als Ursache zu betrachten. Dass überhaupt der Gynandromorphismus nicht von geschlechtsbestimmenden Befruchtungsprozessen abhängig zu sein braucht, das lehren schon die von Pérez ausführlich beschriebenen, von parasitischen Stylopidenlarven bei wilden Bienen erzeugten Gynandromorphen.

Hier liegen Fälle vor, wo die junge Bienenlarve erst nachträglich von dem wahrscheinlich dann schon im Prinzip bestimmten Geschlecht abgelenkt werden, ohne dass irgendwelche abnormale Befruchtung die Ursache sein kann. Wahrscheinlich findet die Bestimmung des Geschlechts schon sehr früh statt; dass die bei Insekten häufig beobachteten halbierten Zwitter bezw. Gynandromorphen darauf zurückzuführen sind, dass hier die definitive Entscheidung zur Zeit der ersten Furchungsteilung stattgefunden hat, ist m. E. nicht unwahrscheinlich. Von diesem einfachen Verhalten bis zu den gemischten Gynandromorphen, von welchen die stylopisierten *Anthrena*-Exemplare ein extremes Beispiel bilden, gibt es allerhand Übergänge. Je später Eigenschaften beider Geschlechter gleichzeitig aktiv auftreten, um so sauberer scheint mir die Vermischung. Dass wir in dem Fall der Anthrenen die Ursache durchschauen können, ändert das Wesen der Erscheinung nicht. Auch die Hahnenfedrigkeit ge-

hört zu diesen extremen Fällen des Gynandromorphismus und auch hier kommt es vor, dass die sich zeigenden männlichen Charaktere nicht zu der Rasse der Henne passen, was mit dem oben über *Argynnis Paphia* mitgeteilten im Prinzip ganz übereinstimmt.

Einige Beobachtungen über Trypanosoma rotatorium.

(Vorläufige Mitteilung.)

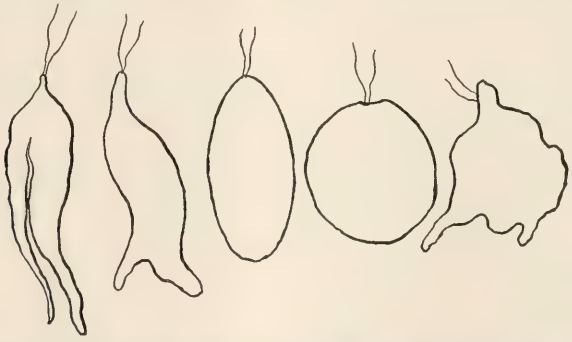
Von Dr. Lebedeff.

(Aus dem Bakteriologischen Institut zu Moskau.)

(Hierzu 1 Textfigur.)

Mit dem Studium von Trypanosomen beschäftigt, habe ich folgende Resultate erzielt, die ich hier kurz veröffentlichen will.

Meine Beobachtungen bestätigen die Angaben früherer Autoren, dass bei den Fröschen die Trypanosomen in zwei verschiedenen Modifikationen vorkommen. Eine Form hat einen ausgestreckten Leib, sehr stark entwickelte undulierende Membran und ist gewöhnlich mit einer sehr starken Geißel versehen. Der Blephoroplast liegt am vorderen Ende. Die andere Form hat eine rundliche Ge-



stalt und plumpes Aussehen. Die undulierende Membran ist verhältnismäßig schwach, die Geißel fehlt und der Blephoroplast liegt neben dem Kern. Nach der Lage des Blephoroplasten ist diese zweite Form mehr „embryonal“. Gewöhnlich findet man die Frösche im Zustand chronischer Erkrankung. Die Trypanosomen kommen in einigen Gegenden sehr oft vor (bis zu 95% bei untersuchten Fröschen), jedoch niemals in großer Zahl (1—5 im Präparat).

Ganz sichere Teilungsformen habe ich niemals beobachten können. Die Impfungen des trypanosomhaltigen Blutes der Frösche und anderer Amphibien bleiben stets negativ.

In dem Kondenswasser von Agaragar mit gleichen Volumen des Froschblutes gemischt, machen die Trypanosomen einen ganz merkwürdigen Entwickelungsgang durch, allmählich nämlich wandeln sie sich in die Chritidienformen um, was auch im besten Einklang mit den Angaben anderer Autoren steht.

Dabei kann man die Verstäubung der chromatischen Substanz, d. h. Bildung von Chromidien beobachten. Dann zerfällt die Zelle in viele, 6–8 birnenförmige Stücke. In diesen bilden sich die Kerne von neuem aus den Chromidien heraus. Jedes Teilstück fängt an, sich energisch zu teilen und auf solche Weise entstehen eine Menge von chritidienähnlichen Organismen. Letztere vermehren sich sehr lebhaft und differenzieren sich schließlich in zwei Typen. Einige Tiere haben die Gestalt von typischen Chritidien und besitzen einen verhältnismäßig großen Körper. Die anderen dagegen sind langgestreckt und haben mehr das Aussehen von Spirochaeten.

Nun konnte ich die Verschmelzung der beiden Formen beobachten. Nach dem Verschmelzungsakt bekommt man schließlich, wie die Textfiguren zeigen, amöboidbewegliche Körperchen, die aller Wahrscheinlichkeit nach wiederum die Gestalt der Trypanosomen annehmen und gelegentlich die Neuinfektion verursachen können.

Wenn auch selten, so konnte man doch gelegentlich in Kulturen Tiere beobachten, welche ihren Eigenschaften nach eine mittlere Stufe zwischen Chritidien und echten Trypanosomen darstellen.

Wie es scheint, sind diese Formen vollständig identisch mit den Trypanosomen, welche ich bei den Fröschen im Zustande der akuten Erkrankung gesehen habe.

Nur zweimal ist es mir gelungen, solche akute Infektion zu finden und zwar in beiden Fällen im Anfang des Frühlings, wobei solche Frösche sehr zahlreiche Parasiten beherbergten.

Es ist höchstwahrscheinlich, dass der definitive Wirt, der *Tryp. rotatorium* irgendwelcher Blutegel ist.

Aus Gründen, die ich eingehend in meiner ausführlichen Arbeit behandle, bin ich zur Ansicht gekommen, das die Art der Blutegel für die Übertragung der *Tryp. rotatorium* keine besondere Rolle spielt. Als Wirte für die definitive Entwickelung der *Tryp. rotatorium* können verschiedene Arten von Hirudineen dienen.

Ebenso kann der gleiche Vorgang auch in dem künstlichen Medium seinen Platz finden.

Die Impfungen mit Froschblut aus der akuten Periode der Erkrankung sind für die Frösche stets positiv. Das gleiche gilt auch für die Einspritzungen von Chritidienkulturen, welche beinahe immer die Erkrankung der Frösche veranlassen; nur ist es mir bis jetzt noch nicht gelungen, eine sehr starke akute Erkrankung zu bekommen.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Der Abonnementspreis für 24 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einsenden zu wollen.

Bd. XXX. **1. April 1910.** **№ 7.**

Inhalt: **Babák**, Über die Oberflächenentwickelung bei Organismen und ihre Anpassungsfähigkeit. — **Kapterew**, Experimentaluntersuchungen über die Frage vom Einflusse der Dunkelheit auf die Gefühlsorgane der Daphnie.

Über die Oberflächenentwickelung bei Organismen und ihre Anpassungsfähigkeit.

Von **Prof. Dr. Edward Babák** (Prag).

I.

Die äußere Oberfläche der Organismen, wodurch der Stoffaustausch zwischen dem Körper und dem äußeren Medium vollzogen wird, ist gemäß den Bedürfnissen jedes Organismus quantitativ entwickelt und qualitativ eingerichtet.

Bei den niedersten Tieren ist die äußere Oberfläche des einzelligen Körpers relativ sehr groß, indem sein Volumen gewöhnlich sehr klein ist. Die Stoffaufnahme geschieht hier entweder durch die sämtliche Oberfläche (Sauerstoffaufnahme, Aufnahme von gelösten Stoffen) oder auch durch speziell geformte Partien derselben (Cytostoma etc., besonders bei der Aufnahme von festen Nahrungspartikeln, welche allerdings bei Rhizopoden ebenfalls auf beliebiger Stelle der Körperoberfläche eingezogen werden können); ähnliche Verhältnisse werden bei der Stoffabgabe aufgefunden.

Nebst der äußeren Oberfläche sind schon bei den Protozoen auch innere dem Stoffaustausch dienende Oberflächen entwickelt, indem z. B. um die aufgenommenen Nahrungskörperchen Vakuolen entstehen, welche man als Verdauungsvakuolen bezeichnet; man

führt gewöhnlich an, dass diese Vakuolen einerseits von der mit der Nahrung zugleich aufgenommenen Wassermenge gebildet werden, wonach andererseits aus der Protoplasmawand verdauende Fermente in diese Wasserschicht sezerniert werden; nach Štolc[1]) darf man wenigstens bei den Amoeben zwischen den aufnehmenden Vakuolen, welche das mit dem Nahrungskörperchen mitgerissene Wasser enthalten, welches allmählich verschwindet und den eigentlichen Verdauungsvakuolen unterscheiden, welche sich bei der strömenden Bewegung des Protoplasmas in bestimmter Partie des Amoebenkörpers um die Nahrung durch Sekretion bilden. Die Protoplasmawände dieser Verdauungsvakuolen müssen wir gleichzeitig als resorbierende und wohl auch als die resorbierten Stoffe synthetisch (assimilatorisch) verarbeitende Oberflächen betrachten. Außerdem kommen bei den Protozoen eigene absondernde Vakuolen vor, welche als Exkretionsorgane fungieren. Man kann selbst vom „inneren Milieu“ (Claude Bernard) bei den Protozoen sprechen, soweit sich z. B. bei den kontraktilen, rhythmisch pulsierenden Vakuolen ein ganzes System von Kanälchen, welches den Protoplasmakörper durchzieht und mit den Vakuolen und oft auch mit dem äußeren Medium kommuniziert, sicherstellen lässt: es handelt sich wohl um eine Einrichtung, welche dem Zirkulationsapparate, vielleicht auch den Atmungs- und Exkretionsorganen der höheren Tiere ähnlich ist.

Bei den Pflanzenzellen kommt ganz gewöhnlich eine mächtige Entwickelung der äußeren und zugleich der inneren Protoplasmaoberfläche zustande dadurch, dass Safträume entstehen, bei dem Zellenwachstum sich vergrößern und oft zusammenfließen so, dass das Protoplasma nur einen dünnen Überzug der Zellenwand bildet: dadurch wird wohl ein ausgiebiger Stoffaustausch zwischen dem äußeren Medium und dem Protoplasma, sowie zwischen diesem und dem Saftrauminhalte ermöglicht.

Ja man könnte überhaupt die Zellstruktur der Organismen von dem Standpunkte der Entwickelung der physikalisch-chemischen Reaktionsoberfläche begreifen, indem auf diese Weise das in winzige Klümpchen zerklüftete Protoplasma relativ zum kompakten Massenvolumen eine ungeheure Oberfläche besitzt, wobei gleichzeitig das differenzierte Kernplasma ebenfalls eine mächtige Kontaktfläche erreicht, auf welcher die stofflichen Beziehungen zwischen Karyoplasma und Cytoplasma intensiv gepflegt werden können. Man darf auch die Gestaltung der anderen Zellorgane auf diese Weise beurteilen: so z. B. würde es sich bei den Chloroplasten nicht nur um die Beziehung zu den chemischen Reaktionen, sondern auch zur Energieaufnahme handeln.

1) Štolc, a. Sitzungsber. d. kgl. böhm. Gesellsch. d. Wissensch. 1910. Prag.

Endlich ist es auch berechtigt, bei der alveolaren oder Schaumstruktur u. s. w. des Protoplasmas dieselbe Betrachtungsweise anzuwenden. —

Bei den höheren Tieren, wo weitgehende Organdifferenzierung vorkommt, finden wir die stoffaufnehmenden und stoffabgebenden Oberflächen, zugleich mit ihrer auffälligen quantitativen Entwickelung, hochgradig qualitativ differenziert.

Die Aufnahme der Nahrungsstoffe wird hauptsächlich durch die Oberfläche des Verdauungstraktes vollführt; derselbe kommt ausschließlich bei der Aufnahme der festen Nahrung in Betracht, wogegen das Wasser (und darin gelöste Stoffe) z. B. besonders bei den Amphibien durch die äußere Körperoberfläche aufgenommen werden können, ähnlich auch der Sauerstoff, welchen man ebenfalls als Nahrungsstoff betrachten darf.

Neuerdings macht Pütter[2]) mit großem Nachdruck darauf aufmerksam, dass die Ernährung der Wassertiere überhaupt zu hohem Grade oder sogar ausschließlich durch äußere Körperoberfläche und ihre Differenzierungen (Kiemen) zustande kommt, indem vorwiegend im umgebenden Medium gelöste Stoffe als Nahrung dienen. Die Sauerstoffaufnahme geschieht oft durch besondere atmende Oberflächen der Tracheen, Kiemen oder Lungen, wobei die übrige Körperoberfläche dann nur in untergeordneter Weise respiratorisch tätig ist (bei den Amphibien hat aber die Atmungstätigkeit der Haut große Bedeutung: bei den Fröschen wird während des Winters der Gaswechsel vorwiegend durch die Haut vollzogen (Krogh[3]); auch der Verdauungstraktus kann den Gaswechsel verrichten, z. B. bei den lungenlosen Salamandriden die Schleimhaut der Mundhöhle, welche bei den sämtlichen Amphibien eine gewisse respiratorische Funktion besitzt, oder die Labyrinthorgane der Mundhöhle bei den Labyrinthfischen, der Mitteldarm bei *Misgurnus*, der Enddarm bei den Libellulidenlarven u. s. w.).

Die Stoffabgabe findet oft durch dieselben Oberflächen statt, welche der Stoffaufnahme dienen, was besonders für die Atmungsoberflächen gilt, welche einerseits Sauerstoff aufnehmen, andererseits Kohlensäure sezernieren. Auch die Verdauungsoberflächen geben Stoffe ab, welche entweder im Haushalte des Körpers weiter tätig sind — sogen. Sekrete (Verdauungssäfte mit ihren Fermenten u. s. w.) oder welche als Auswurfsstoffe, Exkrete entfernt werden müssen (nach manchen Autoren werden die Exkremente der fleischfressenden Tiere größtenteils als Exkrete der Verdauungsröhre aufgefasst); die Drüsen des Verdauungstraktes sind spezialisierte stoffabgebende Organe, welche sich oft durch außer-

2) Pütter, A., Zeitschr. f. allg. Physiol. VII, 1907, S. 281 u. 321, IX, 1909, S. 147.

3) Krogh, Skand. Arch. f. Physiol., Bd. 15, 1909, S. 328.

ordentliche Oberflächenentwickelung auszeichnen. Endlich gibt es spezielle, Stoffe ins äußere Medium abgebende Organe, eigentliche Exkretionsorgane: Nieren u. s. w.

Die Entfaltung der äußeren Oberflächen kann man sich durch einige Beispiele veranschaulichen. Die Atmungsoberfläche der Lungen eines erwachsenen Mannes wird etwa mit 100 m^2 (nach verschiedenen Autoren 90—130 m^2) angegeben; man schätzt die Zahl der Lungenalveolen auf etwa 400 Millionen von je 0,25 mm Durchmesser und 0,3 mm^2 Oberfläche. Auf diese Weise lässt sich begreifen, dass das auf so großer Fläche sich ausbreitende Blut sich so vollkommen mit Sauerstoff sättigen kann, dass es auch nach künstlicher, womöglich ausgiebiger Durchschüttlung mit Sauerstoff von demselben nicht merklich mehr aufnimmt, als in dem Blute der Lungenvenen gefunden wird. — Die resorbierende Oberfläche des Dünndarms wird durch eine bedeutende Anzahl feiner Zotten (beim Menschen etwa 4 Millionen) mächtig vergrößert. — Die Anzahl der auf einer einzigen von den zahlreichen Nierenpapillen mündenden Harnsammelkanälchen wird auf 6000 geschätzt, von denen aber jedes wiederum aus vielen kleineren entsteht, welche wieder Fortsetzungen der kompliziert gewundenen Harnkanälchen der Rindensubstanz der Niere sind. — Ähnliche Verhältnisse werden bei den Hodenkanälchen etc. angetroffen.

Bei den höheren Tieren, insbesondere bei den Wirbeltieren ist das innere Medium — Lymphe, Blut — als Vermittler zwischen dem äußeren Medium und den Gewebselementen hochgradig entwickelt: hier kommen die eigentlichen inneren Oberflächen in auffallender Entfaltung vor (gegenüber den „inneren" Drüsen-, Verdauungs- und Atmungsoberflächen, welche mittelbar oder unmittelbar mit dem äußeren Medium in Berührung sind). Das Gefäßsystem, besonders seine Kapillaren zeichnen sich durch großartige Oberflächenentfaltung aus, und im Blute nehmen wiederum die Erythrocyten, welche als Sauerstofftransportmittel fungieren, eine hervorragende Stellung in dieser Hinsicht ein.

Wenn man die Zahl der roten Blutkörperchen beim erwachsenen Manne auf etwa 5 Millionen in 1 mm^3 Blut schätzt, die Oberfläche eines Erythrocyten auf etwa 130 μ^2, so beträgt die Oberfläche der in 1 mm^3 Blut enthaltenen roten Blutkörperchen etwa 650 mm^2, im sämtlichen Blute des Mannes etwa 3000 m^2.

II.

Die Ausdehnung der äußeren und inneren Oberflächen des Organismus ist den jeweiligen Verhältnissen der äußeren Lebensbedingungen sowie der Bedürfnisse des Körpers vollständig angepasst (ähnlich wie ihre intime strukturelle Beschaffenheit).

So sehen wir z. B., dass die pflanzenfressenden Säugetiere eine großartige Oberflächenentwickelung des Verdauungstraktes zeigen im Vergleiche mit den Fleischfressern[4]): beim Schafe und bei der Ziege beträgt die Darmlänge in Körperlängen ausgedrückt 26—28, beim Rinde 20 gegenüber den Raubtieren, wo der Wolf 4, die (wilde) Katze 3 zeigt; höchst auffallend sind die Unterschiede bei nahe verwandten, aber ganz verschieden sich ernährenden Säugetieren, z. B. bei Fledermäusen, wo die karnivoren Gattungen die relative Darmlänge 2—3, die pflanzenfressenden 6—7 aufweisen. Bei den Vögeln sollen die Fleischfresser die relative Darmlänge 1,7—3, die Pflanzenfresser sogar bis 9 besitzen, obwohl hier sonst sehr komplizierte Verhältnisse herrschen (in bezug auf die Abhängigkeit der Längeentwickelung der Verdauungsröhre von der Anwesenheit und vom Entwickelungsgrad der Blinddärme u. s. w.). Ebenfalls bei den Reptilien wird ähnliche Beziehung zwischen der Verdauungsröhre und der Art der Nahrung in vielen Fällen konstatiert (z. B. nach Lönnberg weisen die insektenfressenden Iguaniden eine relative Dünndarmlänge zwischen 114—126 %, Dickdarmlänge 28—59 % auf, während die pflanzenfressenden Iguaniden sich durch außerordentlich langen Dünndarm 180—291 % und Dickdarm 88—143 % auszeichnen, oder insektivere Lacertiden weisen eine Dünndarmlänge 80—91 %, Dickdarmlänge 25—31 %, während die omnivore *Lacerta Galloti* 163 % und 42 % misst). Selbst bei den Fischen bemerkt man Andeutungen von solchem Verhalten, indem z. B. Milne-Edwards beim Hecht die relative Darmlänge 1, beim Karpfen dagegen 2 angibt.

Große Bedeutung für unsere Frage müssen wir den verhältnismäßig seltenen Fällen zuschreiben, wo ein und derselbe Organismus während seines Lebens die Nahrungsweise wesentlich wechselt und zugleich bedeutende Unterschiede in der Entwickelung der Verdauungsfläche aufweist: dies kommt bei den metamorphosierenden Tieren vor — vor allem aber bei den Anuren. Die Länge der Verdauungsröhre bei den ausgewachsenen Geschlechtstieren von *Rana esculenta* beträgt (nach Gaupp)[5]) im Mittel 2,9 (bei *Rana fusca* 2,1) Rumpflängen, während ich bei den in freier Natur gefangenen Kaulquappen von *Rana esculenta* die relativen Darmlängen von 16 (bei den mit winzigen Knospen der hinteren Extremitäten versehenen Stadien), 12 (mit etwas größeren, schon deutlich gegliederten hinteren Extremitäten), 9 (mit vollständig ausgebildeten und ausgiebig als Loko-

4) Babák, E.: Über den Einfluss der Nahrung auf die Länge des Darmkanals. Biol. Centralbl. XXIII, 1903, S. 477. — Experim. Untersuchungen über die Variabilität der Verdauungsröhre. Arch. f. Entwickelungsmech. XXI, 1906, S. 611.

5) Gaupp, E., Anatomie des Frosches. 1899.

motionsorgane tätigen hinteren Extremitäten) gemessen habe. Nun sind die Kaulquappen typisch omnivor, während die metamorphosierten Tiere insektivor, überhaupt fleischfressend sind. Ohne Zweifel müssen wir diese Unterschiede einerseits mit der weniger ausgiebigen Nahrung der Larven (welche sich ununterbrochen ihren Darm mit Schlammerde füllen und damit Infusorien, Rädertierchen, Diatomeceen u. s. w. einschlürfen, sowie die Pflanzenteile benagen) in Beziehung bringen, andererseits aber mit den relativ weit größeren Nahrungsbedürfnissen der mächtig heranwachsenden und sich entwickelnden embryonalen Organismen der Kaulquappen; demgegenüber findet der verhältnismäßig langsam wachsende und dann stationär bleibende Körper des metamorphosierten Frosches in den Insekten, kleineren Amphibien etc. höchst konzentrierte und leicht verdauliche Nahrung. Es liegt hier also vor uns gleichsam ein von der Natur durchgeführter anschaulicher Beweis, dass sich ein und derselbe Organismus eine Verdauungsoberfläche je nach seinen Bedürfnissen herstellt.

Die Beziehung der Oberflächenentwickelung der Verdauungsröhre zum relativen Nahrungsbedarf des Körpers ergibt auch die Vergleichung der poikilothermen und homoiothermen Wirbeltiere; bei Fischen, Amphibien, ja selbst Reptilien kommen Verdauungsröhren vor, welche kaum die Körperlänge überschreiten, wogegen die Vögel und Säugetiere, deren hohe beständige Körpertemperatur bedeutende Intensität des Stoffwechsels erfordert, vielfach gewundene, die Körperlänge immer weit überschreitende Darmlängen besitzen; nebstdem erreicht die Oberflächenvergrößerung durch Falten- und Zottenbildung vorwiegend erst bei den Homoiothermen ihren Gipfelpunkt.

Aber selbst in einem und demselben Körper findet die morphologische Durchmusterung der einzelnen Abteilungen des Darmes auffällige Beziehungen zur Größe der funktionellen Betätigung derselben: so hat der Dünndarm der Fleischfresser nach der weitgehenden Verflüssigung und sogar auch schon chemischen Bearbeitung der aufgenommenen Nahrung durch den Magen die gründliche Verdauung, Resorption und Assimilation des Hauptanteiles der Nahrungsmenge durchzuführen, während der Dickdarm nur die Resorption (vorwiegend von Wasser) zu Ende bringt und sonst hauptsächlich als Reservoir der Exkremente dient, deren Menge bei den Karnivoren etwa nur 1% der festen Bestandteile der Nahrung ausmacht; wir begreifen im Zusammenhange mit dieser kleinen Funktion, dass bei den ganz ausgesprochenen Fleischfressern, z. B. bei dem Löwen und Seehund, die Dickdarmlänge nur 3% der gesamten Verdauungstraktuslänge erreicht. Beim

Pflanzenfresser aber fällt dem Dickdarm noch eine weitgehende Verdauungs-, Resorptions- und Assimilationsarbeit zu, da der aus dem Dünndarm kommende Inhalt noch wenig ausgenützt ist; der Dickdarm nimmt auch die Beförderung der voluminösen bis 40% Unverdautes und Unverdauliches enthaltenden Kotmassen über (nach Sussdorf); damit erklären wir uns, dass die Dickdarmlänge bei den Pflanzenfressern sogar 40% der gesamten Verdauungsröhre betragen kann. —

Ähnliche Verhältnisse liegen auch vor, wenn wir die Ausdehnung der atmenden Oberfläche des tierischen Organismus in Erwägung ziehen. Die homoiothermen Wirbeltiere besitzen den poikilothermen gegenüber ungemein komplizierte, durch großartige Oberflächenentwickelung sich auszeichnende Lungenorgane. Es ist höchst lehrreich, z. B. die getrocknete aufgeblasene Froschlunge mit den Präparaten der menschlichen Lunge zu vergleichen; die winzigen mit mikroskopischen Alveolen dicht besetzten Alveolargänge derselben sind strukturelle Analoga der ganzen Amphibienlunge, so dass die mächtige Ausdehnung der atmenden Oberfläche bei den mit intensivem Gaswechsel ausgestatteten Warmblütern ganz anschaulich zutage tritt.

Und wiederum können wir auf dieser Stelle das schon oben bei der Gelegenheit der Entwickelung der verdauenden Oberfläche angeführte Beispiel des embryonalen und metamorphosierten Froschorganismus zitieren: die Froschlarve atmet einerseits, wie der ausgewachsene Frosch, mittelst der äußeren Körperoberfläche; dieselbe ist bei der ganz kleinen Larve relativ weit bedeutender als bei dem ausgewachsenen Tiere, trotzdem ist sie aber noch durch äußere Kiemen mächtig vergrößert; andererseits atmet das Geschlechtstier durch Lungen, wogegen man bis vor kurzem geneigt war, die Lungenatmung erst den metamorphosierenden Tieren zuzuschreiben; aber unsere Beobachtungen haben sichergestellt[6]), dass schon junge Larvenstadien aus der Zeit, wo sich die äußeren Kiemen rückbilden, Lungenatmung zeigen: sie kommen zur Wasseroberfläche, um Mund- und höchstwahrscheinlich auch die Lungenventilation zu vollführen, was im sauerstoffarmen Wasser weit öfters geschieht als im gut durchgelüfteten; außerdem findet man bei der Präparation ganz junger Froschlarven die Lungen mit Gas prall gefüllt, und, wenn man den Tieren den Zutritt zur Wasseroberfläche verhindert, gelingt es schwer, selbst im gut durchgelüfteten und rasch gewechselten Wassermedium die Larven längere Zeit zu züchten — obzwar sie nach dem Verluste der äußeren weit mächtigere „innere“ Kiemen entwickeln. Es wird also bei etwas

6) Babák, E.: Über die Ontogenie des Atemzentrums der Anuren etc. Pflüg. Arch. f. Physiol., Bd. 123, 1909, S. 481.

älterer Froschlarve der Gaswechsel durch die relativ große äußere Körper- sowie die Lungenoberfläche und dann durch die stark ausgedehnte Fläche der „inneren" Kiemen vollzogen, in Übereinstimmung mit dem relativ intensiven Stoffwechsel der Larve, dagegen beim metamorphosierten Tiere nur durch die Haut- und Lungenoberfläche, wiederum in Übereinstimmung mit dem relativ kleinen Stoffwechsel des Geschlechtstieres (neuere in Bohr's Laboratorium durchgeführte Versuche zeigen, dass die Lungenatmung beim ausgewachsenen Frosche hauptsächlich während des Geschlechtslebens vorkommt, während im Winter der Froschorganismus vorwiegend durch die Haut atmet)[7]).

Den relativ weit bedeutenderen Sauerstoffbedarf der Anurenlarven den Geschlechtstieren gegenüber haben die von Amerling[8]) durchgeführten Untersuchungen sichergestellt: das Zentralnervensystem der Larven ist gegen Sauerstoffmangel weit empfindlicher als bei den ausgewachsenen Tieren. Nun lassen sich aber noch folgende interessante Beziehungen konstatieren: die ganz jungen Entwickelungsstadien z. B. von *Rana fusca*, welche soeben der Gallerthülle entschlüpft sind und nur äußere Kiemenbüschel mit relativ kleiner Oberfläche besitzen, sind verhältnismäßig dem Sauerstoffmangel gegenüber bedeutend widerstandsfähiger als spätere Entwickelungsstadien ohne äußere Kiemen, bei denen aber die „inneren" Kiemen mächtig entwickelt sind; ich möchte die Entwickelung der „inneren" Kiemen bei Anurenlarven als den morphologischen Ausdruck des stark anwachsenden Sauerstoffbedürfnisses ansehen, dem die äußeren Kiemen bei weitem nicht Genüge leisten können, nicht einmal vielleicht durch stärkere Herausbildung, welche wiederum mit mancherlei Inkonvenienzen verbunden würde, so dass die erforderliche Vergrößerung der Atmungsoberfläche durch die Hervorbringung der gedeckten „inneren" Kiemen, also durch Einschlagen einer neuen Entwickelungsrichtung zustande kommt; die äußeren Kiemen werden dann bei den Anurenlarven nur als vorübergehende Organe angelegt, gleichsam als Reminiszenzen auf den Bauplan des embryonalen Amphibienkörpers, nachher verkümmern sie als überflüssige Organe neben den geeigneteren „inneren" Kiemen (doch man kann ihre Verkümmerung durch erhöhtes Sauerstoffbedürfnis experimentell etwas aufhalten, wie weiter unten geschildert wird). Auch vergleichende Betrachtung der verschiedenen Anurenarten kann man in derselben Richtung verwerten: so haben wir gefunden, dass die jungen Larven von *Rana esculenta* weit minder entwickelte

7) Bohr in Nagel's Handb. d. Physiol. d. Menschen, Bd. I, S. 161.

8) Amerling, K.: Über die Widerstandsfähigkeit gegen Sauerstoffmangel etc. während der Ontogenie des Frosches. Pflüg. Arch. f. Physiol., Bd. 121, 1908, S. 363.

äußere Kiemen besitzen als die Kaulquappen von *Rana fusca*, was in voller Übereinstimmung mit unserer Erfahrung ist, dass die jungen Larven von *Rana esculenta* gegenüber dem Sauerstoffmangel merklich resistenter, also merklich weniger sauerstoffbedürftig sind, als die entsprechenden Entwickelungsstadien von *Rana fusca*, d. h. die sonst nahe verwandten Arten entwickeln die Atmungsoberflächen je nach ihrem Bedarfe.

Endlich muss ich noch auf die neuerdings von mir gemachten Erfahrungen über die Physiologie des Atemzentrums bei den Amphibien aufmerksam machen, denen eine große ökologische Bedeutung beizumessen ist. Die Anurenlarven zeichnen sich[9]) durch den Besitz eines regelmäßig rhythmisch tätigen Atemzentrums aus, welches ähnlich wie dasjenige der Homoiothermen und besonders wie dasjenige der Süßwasserfische und mancher Arthropoden[10]) durch Oszillationen des Sauerstoffgehaltes im Zentralnervensystem seine Tätigkeit reguliert: im sauerstoffarmen Wasser werden die Atembewegungen öfters und stärker ausgeführt, im sauerstoffreichen Wasser seltener und schwächer. Dies bildet einen auffälligen Gegensatz den metamorphosierten Tieren gegenüber, deren Atemzentrum vom Sauerstoffgehalte des äußeren Mediums, was die Regulation der Kehlatmungsbewegungen betrifft, unabhängig ist. Das mächtige Sauerstoffbedürfnis des embryonalen Froschorganismus stellt sich nicht nur große Atmungsoberfläche her, sondern schafft sich auch die vorzügliche automatische Regulation ihrer Ventilation, je nach dem Sauerstoffgehalte des äußeren Mediums, eben durch diesen Sauerstoffgehalt. Der metamorphosierte Froschorganismus aber besitzt entsprechend seinem geringen Stoffwechsel nur kleine Atmungsoberfläche ohne die feine Regulation durch Blutreizung des Atemzentrums.

Von den Urodelenuntersuchungen[11]) führe ich die bei Amblystomalarven sichergestellte Tatsache an, dass ganz junge Larven in ihrer durch äußere Kiemen vergrößerten Körperoberfläche vollständig ausreichende gaswechselverrichtende Fläche besitzen, so dass überhaupt keine Atembewegungen nötig sind; erst mit dem wachsenden Körpervolumen entwickelt sich das Bedürfnis der Atembewegungen, durch welche der Wechsel des äußeren Mediums vollführt wird, und man kann Schritt auf Schritt die „Entstehung des Atemzentrums“ bei diesen Tieren verfolgen.

9) Babák, E., Über die Ontogenie des Atemzentrums der Anuren etc. Pflüg. Arch. f. Physiol., Bd. 123, 1909, S. 481.

10) Babák, E. und Dědek, B.: Unters. üb. d. Auslösungsreiz d. Atembeweg. b. Süßwasserfischen. — Babák, E. und Foustka, O.: Unters. üb. d. Auslösungsreiz d. Atembeweg. b. Libellulidenlarven. Pflüg. Arch. f. Physiol., Bd. 119, 1907.

11) Babák, E. und Kühnová, M.: Über den Atemrhythmus und die Ontogenie d. Atembeweg. b. Urodelen. Pflüg. Arch. Bd. 130, 1909.

In Beziehung zu den äußeren Lebensbedingungen und dem Sauerstoffbedürfnisse stehen wohl auch die verschiedenen morphologischen Tatsachen der Lungenentwickelung bei den Urodelen: man findet hier alle Übergänge bis zum vollständigen Schwund der Lungen (Wilder[12]) bei den amerikanischen Gattungen *Desmognathus*, *Plethodon*, *Gyrinophilus;* Camerano[13]) bei den italienischen Arten *Spelerpes fuscus*, *Salamandrina perspicillata*); der Gaswechsel wird hier nur durch die Hautatmung und durch die Mundventilation vollzogen.

Ebenfalls bei den metamorphosierten Anuren hat die Mundschleimhaut große respiratorische Bedeutung, die Kehlatmungsbewegungen dienen ja hauptsächlich zur Ventilation der Mundhöhle; bei den landlebenden Urodelen (*Salamandra maculosa*) haben wir[14]) sichergestellt, dass die Kehlatmungsbewegungen gewöhnlich ununterbrochen vollführt werden, als wichtige Bedingung der Atmungstätigkeit der Mundschleimhaut, welche vielleicht ausgiebiger ist als die Gaswechseltätigkeit der Haut; beim Sauerstoffmangel in der Atmosphäre wird die Lungenventilation angefacht, indem das Lungenatmungszentrum seine Tätigkeit je nach der Sauerstoffversorgung ändert, wogegen das Atemzentrum für die Kehlatmung von Oszillationen der Sauerstoffversorgung in hohem Maße unabhängig ist. Weitere Untersuchungen werden wohl noch manche interessante Tatsachen für die Ökologie der Atemtätigkeit bringen.

Die Mundventilation hat sich bei gewissen Fischen einerseits zur Luftatmung der Mundschleimhaut, andererseits zur Luftatmung der Verdauungsröhre herangebildet. Von den „Labyrinthfischen", bei denen die zarte blutreiche Schleimhaut der kompliziert gebauten labyrinthartigen Organe in dorsaler Erweiterung der Kiemenhöhle zur Verrichtung des Gaswechsels zwischen dem Blute und der durch die Mundöffnung aufgenommenen Luft dient, haben wir von den Osphromeniden besonders die sogen. Makropoden, und dann die Anabantiden studiert und gefunden, dass diese Luftatmung bei geeigneten Versuchsanordnungen den respiratorischen Gaswechsel ohne Kiemenatmung vollständig besorgen kann[15]).

Bei den Cobitidinen konnten wir besonders bei *Misgurnus fossilis* die Ausgiebigkeit des Gaswechsels zwischen der Darmschleimhaut und der verschluckten Luft sicherstellen, sowie die phylogenetische Entwickelung der Darmatmung auf Grund der vergleichenden Untersuchungen (bei den Cobitidinen *Nemachilus barbatula* und

12) Wilder, H. H.: Lungenlose Salamandriden. Anat. Anz. IX, 1894, S. 216.

13) Camerano, L.: Ricerche anatomofisiol. intorno ai Salamandridi normalmente apneumoni. Anat. Anz. IX, 1894, S. 676.

14) Babák, E. und Kühnová, M. siehe Anm. 11.

15) Babák, E. und Dědek, B.: Untersuch. üb. d. Auslösungsreiz d. Atembeweg. b. Süßwasserfischen. Pflüg. Arch. f. Physiol. Bd. 119, 1907, S. 1907.

Cobitis taenia) aus der Luftventilation der Mundhöhle („nach Luft schnappen", oder „Notatmung", wie es zuletzt Winterstein[16]) genannt hat) wahrscheinlich machen[17]).

Die Verwendung der Darmoberfläche zur Verrichtung des Gaswechsels kommt auch bei den Libellulidenlarven vor, bei denen wir eingehende Untersuchungen über das Zustandekommen der rhythmischen Atembewegungen vollführt und ähnliche Bedingungen dieser Automatie gefunden haben, wie bei den Fischen und Anurenlarven[18]). Es ist bemerkenswert, dass bei den Libellenlarven, welche wahre Räuber unter den im Wasser lebenden Arthropoden vorstellen, als Anpassung an die Bedürfnisse des intensiven Stoffwechsels großartig entwickelte gaswechselverrichtende Oberflächen im Enddarme vorkommen, zugleich mit der äußerst feinen automatischen Regulierung des Atmungswasseraustausches je nach dem Sauerstoffgehalte des äußeren Mediums — eine in sämtlichen wesentlichen Zügen ähnliche Einrichtung, wie wir sie oben bei den Anurenlarven beschrieben haben. In zwei voneinander so weit entfernten Gruppen der Tierwelt sehen wir also unter den gleichen ökologischen Verhältnissen ganz ähnliche morphologische und physiologische Einrichtungen auftreten, nämlich bei starkem Sauerstoffbedürfnisse mächtige Entfaltung der atmenden Oberflächen und vorzügliche automatische Regulation ihrer Ventilierung (der Atembewegungen) durch den Grad der Sauerstoffversorgung des Zentralnervensystems; diese Analogie erstreckt sich auch auf die zeitlichen Verhältnisse der Ontogenie, indem es sich in beiden Fällen um larvale Organismen handelt.

Auf Grund der vergleichenden Untersuchungen über die Entstehung der Atemregulation in der Ontogenie und Phylogenie der Wirbeltiere kann ich bisher ungefähr folgende Vorstellung darüber konstruieren. Solange die atmende Körperoberfläche ausreicht, das Sauerstoffbedürfnis des Körpers vollständig zu decken, treten keine Atembewegungen zum Vorschein (Embryonen und kleine Larven von Amphibien); wenn das Sauerstoffbedürfnis des Organismus stärker anwächst (durch das fortschreitende Allgemeinwachstum des Körpers), wird die atmende Oberfläche entsprechend vergrößert (z. B. durch Ausbildung der äußeren

16) Winterstein, H., Beitr. z. Kenntnis der Fischatmung. Pflüg. Arch. Bd. 127, 1909.

17) Babák, E.: Vergleichende Untersuchungen über die Darmatmung der Cobitidinen und Betrachtung über die Phylogenese derselben. Biol. Centralbl XXVII, 1907, S. 697.

18) Babák, E. und Foustka, O.: Untersuch. üb. d. Auslösungsreiz d. Atembeweg. b. Libellulidenlarven etc. Pflüg. Arch. f. Physiol. Bd. 119, 1907, p. 530. — Babák, E. und Roček, J.: Über die Temperaturkoeffizienten des Atemrhythmus bei reicher und ungenügender Versorgung d. Atemzentrums mit Sauerstoff. Pflüg. Arch. Bd. 130, 1909.

und inneren Kiemen bei Anurenlarven) und es erscheinen spezielle Muskelbewegungen, durch welche der Wechsel des äußeren Mediums über der atmenden Oberfläche durchgeführt und dadurch der Gasaustausch zwischen demselben und dem inneren Medium erleichtert wird. Diese Atembewegungen treten zuerst selten und unregelmäßig, gewöhnlich bei Allgemeinbewegungen des Körpers, später dichter und rhythmisch hervor („primär automatisch tätige Atemzentren" bei den jungen Urodelenlarven, bei ausgewachsenen Amphibien die Atemzentren für Kehlbewegungen der Anuren und Urodelen); sie werden reflektorisch beeinflusst, aber sind von Sauerstoffversorgung des Zentralnervensystems in hohem Maße unabhängig. Bei sehr intensivem Stoffwechsel entwickeln die Organismen Atemzentren, welche durch Oszillationen der Sauerstoffversorgung des Zentralnervensystems ihre Tätigkeit fein regulieren („sekundär automatisch tätige Atemzentren": niedere Stufe derselben bei älteren Amblystomalarven und bei den Lungenatemzentren der Urodelen, höhere bei Anurenlarven, Fischen, die höchsten bei den Homoiothermen). —

Was die Entfaltung der inneren Reaktionsoberflächen des tierischen Organismus betrifft, finden wir bei der vergleichenden Betrachtung der Erythrocyten bei Wirbeltieren höchst lehrreiche Verhältnisse, welche ebenfalls die Anpassung an die Sauerstoffbedürfnisse des Stoffwechsels kundgeben.

Die Erythrocyten sind spezielle Formelemente, welche gleichsam als Sauerstoffdepots dienen, indem sie ihren Sauerstoffvorrat in das Blutplasma diffundieren lassen, wo derselbe in dünner Lösung zur Disposition der Gewebszellen steht; dazu sind sie einerseits chemisch angepasst (da sie vorwiegend aus sauerstoffbindendem Hämoglobin bestehen), andererseits morphologisch (da sie abgeplattet sind und demnach große Oberfläche aufweisen; es scheint mir, dass der Verlust ihres zelligen Baues — in den kernlosen Blutkörperchen der Säuger — ebenfalls der Ausdruck ist der weitgehenden speziellen Anpassung).

Bei den Amphibien kommen die größten Erythrocyten vor: z. B. bei *Rana fusca* 22,3 μ der große, 15,7 der kleine Durchmesser der ovalen Blutkörperchen, bei *Triton cristatus* 29,3 und 19,5, *Proteus* 58 und 33, *Amphiuma* sogar 80 μ. Die Fische besitzen durchwegs kleinere Erythrocyten, z. B. die *Teleostei* 13—17 μ im großen Durchmesser, ebenfalls die Reptilien, z. B. die Eidechse 15,7 und 9,1, die Schildkröte 21,2 und 12,4. Die ovalen und ebenfalls kernhaltigen Blutkörperchen der Vögel sind kleiner als bei den Poikilothermen: z. B. beim Sperling 11,9 und 6,8, beim Huhn 12,1 und 7,2, bei der Ente 14,7 und 6,5. Bei den Säugern sind die Erythrocyten kernlos und (die Kameeltiere ausgenommen) rund, sämtlich kleiner als bei den übrigen Wirbeltieren: z. B. bei *Moschus javanicus*

2,5 μ, Ziege 4,1, Schaf 5, Pferd 5,6, Schwein 6, Katze 6,5, Kaninchen 6,9, Hund 7,3, Meerschweinchen 7,5, Faultier 9,1, Elefant 9,4.

Man kann schon in diesen großen Verhältnissen die Beziehung der Erythrocytengröße zum relativen Sauerstoffbedarfe der einzelnen Wirbeltierstämme erblicken; die poikilothermen Wirbeltiere reichen mit relativ kleinerer sauerstoffaufnehmenden und -abgebenden Erythrocytenfläche aus als die Homoiothermen, demnach besitzen sie große Erythrocyten; und hier wieder die Amphibien die größten, während die weit sauerstoffbedürftigeren Fische und Reptilien kleinere Blutkörperchen mit relativ größerer Oberfläche aufweisen.

Wir haben es versucht, noch weitergehend diese Beziehungen zu erforschen; wenn man Tritonen in Wasserstoffatmosphäre einschließt, so verlieren sie die spontane, dann auch die reflektorische Beweglichkeit um einige Stunden später als die Frösche: in Übereinstimmung mit dem relativ kleineren Sauerstoffbedürfnisse sind ihre Erythrocyten größer ausgebildet als bei den Anuren. Aber weit auffälliger und wichtiger noch sind diese Beziehungen bei den drei einheimischen Cobitidinenarten, welche verschiedene Lebensweise zeigen und dementsprechend auch bei experimenteller Untersuchung verschieden starkes Sauerstoffbedürfnis. *Misgurnus fossilis* (Schlammpeitzger), der größte von ihnen, hält sich in flachen Gegenden in schlammigen Bächen, Sümpfen und Wassergräben auf, wo er sich gerne in Schlamm verbirgt; das kleinste Tier, *Cobitis taenia* (Steinbeißer) lebt sowohl in fließenden wie in stehenden Gewässern mit steinigem oder sandigem Boden, gewöhnlich unter den Steinen, *Nemachilus barbatula* (Bartgrundel) sowohl in der Ebene als auch in Gebirgsgegenden, aber ausschließlich im fließenden Wasser mit steinigem oder sandigem Grunde. Dementsprechend lässt sich *Misgurnus* und auch *Cobitis* in der Gefangenschaft leicht, *Nemachilus* aber weit schwieriger halten. *Misgurnus* weist typische und regelmäßige Luftatmung mittelst der Darmoberfläche auf, während bei *Cobitis*, aber noch weit mehr bei *Nemachilus* die Atemtätigkeit des Darmepithels geringer entwickelt ist. Diese drei nahe verwandten Fische (man führt sie ja manchmal noch heutzutage an als Arten einer einzigen Gattung *Cobitis*) unterscheiden sich voneinander bedeutend, was die Widerstandsfähigkeit gegenüber Sauerstoffmangel betrifft. In der Tabelle geben wir bei den drei Fischen die Zeitintervalle an, welche erforderlich sind, um Sauerstoffmangelparalyse (nach der Einschließung der Tiere im gut ausgekochten Wasser) zu erzielen, sowie die Durchmesser ihrer Blutkörperchen.

Bei diesen ganz nahe verwandten Fischen hat derjenige, welcher zum Sauerstoffmangel am widerstandsfähigsten ist, also den kleinsten relativen Sauerstoffbedarf hat, die größten Blutkörperchen, dagegen der zum Sauerstoffmangel empfindlichste die kleinsten. Denn mit

der Volumverkleinerung wächst die relative Oberfläche, welche hier Atmungsfunktion verrichtet.

	Nemachilus	*Misgurnus*	*Cobitis*
Die Zeit, welche zur Lähmung im Sauerstoffmangel nötig ist	1 Std. 30 Min.	2 Std. 30 Min.	3 Std. 30 Min.
Der große und der kleine Durchmesser der Erythrocyten in μ	13,0 8,6	15 12	19,7 12

Von diesem Standpunkte lässt sich wahrscheinlich auch die relativ größere Volumentwickelung der Erythrocyten bei den Säugetierembryonen begreiflich machen; der 9 mm menschliche Fötus z. B. hat Erythrocyten von 9—16 μ (Paget) gegen 7,7 beim Erwachsenen (dieser Unterschied fällt noch größer aus, da die embryonalen Blutkörperchen kugelig sind, also ganz kleine relative Oberfläche aufweisen), ähnlich der 8 mm-Fötus des Schafes 11—14,6 μ (gegenüber 5 beim erwachsenen Tiere); außerdem ist ihre Anzahl in der Volumeinheit des Blutes weit kleiner. Nun ist der Fötus gleichsam im Wärmekasten eingeschlossen, so dass er die Wärmeverluste durch intensive Zersetzungsprozesse nicht zu decken braucht.

Endlich lässt sich die nämliche Beziehung auch bei der Vergleichung verschiedener Säugerarten zeigen, worüber man bisher gezweifelt hat. Man darf allerdings nicht die zu vergleichenden Tiere nach der Größe der Erythrocyten aneinanderreihen (s. oben!), wie es regelmäßig geschieht, denn dann findet man, dass gar keine Beziehung der Erythrocytengröße zur Körpergröße besteht, da z. B. das Meerschweinchen weit größere Erythrocyten als das Pferd, die Ziege weit kleinere als das Pferd u. s. w. besitzt. Ich habe verwandte Tiere ihrer Körpergröße nach in die Reihe zusammengestellt, und da kam die interessante Beziehung zur Erythrocytengröße zum Vorschein: das kleinste Huftier, *Moschus jaranicus*, hat die kleinsten Blutkörperchen von 2,5 μ, die Ziege 4,1, das Schaf 5, das Rind und das Pferd 5,6 (und aus der verwandten Ordnung der Elefant 9,4 μ). Mit der sinkenden Körpergröße wächst die relative Oberfläche an und dementsprechend werden die Wärmeverluste größer, also der Stoffwechsel intensiver (ein 3 kg wiegender Hund weist auf 1 kg des Gewichtes eine Hautoberfläche von 720 cm^3 und die Wärmeabgabe von 88 großen Kolorien pro Tag, dagegen ein Hund von 30 kg nur 340 cm^2 und 36 Kolorien, nach Rubner); mit dem sinkenden Körpergewicht wird also relative Vergrößerung der atmenden Oberfläche erforderlich, was sich durch die kleinen Durchmesser der Erythrocyten bei Moschus, Ziege u. s. w.

kundgibt (gleichzeitig steigt ihre Anzahl an, so z. B. wird sie in 1 mm^3 Blut bei der Ziege auf 19 Millionen angegeben). —

Ebenfalls von dem Standpunkte der Anpassung der Größe der Reaktionsflächen an die jeweiligen Bedürfnisse lassen sich verschiedene morphologische Verhältnisse in einem und demselben Körper erklären. So weisen z. B. die intensiv tätigen Abschnitte des Nervensystems bei den Wirbeltieren — die graue Substanz — dichte Blutkapillarennetze auf, während zur Deckung der unbedeutenden Vorgänge in der weißen Substanz ganz geringe Blutversorgung genügt; bei großen Nervenzellen wird sogar das Innere derselben durch Kapillaren durchquert; so werden auch z. B. bei den Insekten die Nervenzellen mit dichtem Tracheenkapillarengeflecht umsponnen u. s. w. (Schluss folgt.)

Experimentaluntersuchungen über die Frage vom Einflusse der Dunkelheit auf die Gefühlsorgane der Daphnien.

(Vorläufige Mitteilung.)

Von Paul Kapterew.

(Aus dem zoolog. Institut der Moskauer Universität. Laboratorium des Herrn Prof. N. v. Zograf.)

Im Frühling 1908 versuchte ich einige Experimente aus dem Gebiete der „Experimentalmorphologie“ anzustellen, d. h. ich wollte die Veränderungen feststellen im Organismus einiger Tiere, und zwar niederer Krebse, die unter dem Einfluss der Züchtung unter für sie neuen Bedingungen standen, wie z. B. im Wasser von verschiedener chemischer Beschaffenheit, bei mangelnder Nahrung, fehlendem Sauerstoff, Mangel an Licht u. s. w.

Meine größte Aufmerksamkeit wandte ich der letzteren Art von Experimenten zu — der Erziehung von Tieren im Dunkeln, da diese mir am interessantesten erschienen und am dankbarsten; wenn man die Möglichkeit einer „direkten Anpassung“ und der Reduktion eines Organs infolge eines Nichtgebrauches zugibt, so müsste hier sehr anschaulich der Zusammenhang zwischen dem Mangel an Licht und der Reduktion der Gesichtsorgane einerseits und der Hypertrophie anderer Gefühlsorgane andererseits zutage treten.

Es ist richtig, dass hier sofort die Frage auftaucht, ob es in der Tat möglich ist, die Veränderungen an den Empfindungsorganen der Tiere in relativ kurzem Zeitraume wahrzunehmen, oder ob das Experiment ein vergebliches ist. In gewisser Beziehung geben hierauf die auf diesem Gebiete einzig dastehenden Versuche von Armand Viré über Krebse aus den Gattungen *Gammarus* und

Asellus[1]) eine Antwort. Man muss bemerken, dass bei *Gammarus* eine entsprechende blinde Form vorkommt in der Höhlenfauna, — die Gattung *Niphargus*, und dem *Asellus aquaticus* entspricht ebenso der blinde *Asellus cavaticus* und Viré's Aufgabe als Biospeleologen bestand eigentlich darin, auf experimentellem Wege die Entstehung der unterirdischen Fauna aus der oberirdischen festzustellen und im gegebenen Falle, wenn möglich, den Übergang von *Gammarus* zu *Niphargus* und von *Asellus aquaticus* zu *A. cavaticus*. In einiger Beziehung gelang der Versuch — in anderer nicht. Es gelang nämlich Viré glänzend nachzuweisen, dass 1. die Versuchstiere nach 15—20 Monaten eines Aufenthalts im Dunkeln ihre gewöhnliche Färbung verlieren und farblos werden, bei Licht sich aber wieder färben; 2. dass die Riechorgane und die Fühlborsten bei *A. aquaticus* nach 15monatlichem Aufenthalt im Dunkeln um dreimal länger wurden; in etwas geringerem Maße gelang es, dieses auch bei anderen Versuchstieren zu beobachten. Das Wichtigste bei diesen Versuchen ist der Umstand, dass so bedeutende Veränderungen in der Färbung und an den Empfindungsorganen an einer Generation der Tiere sich vollzogen, was auf eine erstaunliche Schmiegsamkeit und Anpassungsfähigkeit des Organismus an plötzlich veränderte Bedingungen hinweist.

Viré's Experimente hinsichtlich der zweiten Kategorie von Veränderungen, der Atrophie der Gesichtsorgane, ergaben keine merkbaren Resultate: im besten Falle gelang es vielleicht, ein schwaches Bleicherwerden des Augenpigments und ein kaum merkliches Auseinandertreten der Elemente der Hornhaut wahrzunehmen und nicht mehr, und das nach einer 20 Monate dauernden Züchtung der Versuchstiere im Dunkeln[2]).

Dafür hat aber Viré bis zu einem gewissen Grade das Bild dieses Prozesses rekonstruiert, nach den Übergangsformen, die ihm bei seinen biospeleologischen Untersuchungen begegneten. So sind z. B. bei *A. aquaticus* aus den unterirdischen Partien der Seine die Augen zuweilen normal, zuweilen aber verkleinert im Umfange und mit einem rötlichen Anfluge, wie bei Albinos. Bei *Asellus* aus den natürlichen Quellen der Pariser Katakomben, wo sich Viré's Laboratorium befindet, fehlen die Augen entweder ganz, oder an ihrer Stelle befinden sich 4—5 runde, rötliche Pigmentflecken; bei dem typischen Höhlenbewohner aber, bei *A. cavaticus*, fehlen die Augen ganz. Eine ähnliche Reihe von Formen mit Übergangsstadien der

1) Arm. Viré, La faune souterraine de France, Paris 1900.

2) In seiner letzten Arbeit, die dieser Versuche erwähnt, fügt Viré hinzu, dass nach einer eingehenden mikroskopischen Untersuchung der Augen solcher Tiere sich keine merkbaren Veränderungen, weder in den Elementen der Retina, noch im Nervensystem feststellen ließen. Comptes Rendus de l'Acad. des Sciences, 1904, pp. 706—708.

Augendegradation kann man auch für einige andere Höhlenformen feststellen.

Somit sehen wir, dass langdauernde Versuche in den besten Fällen nur einen teilweisen Erfolg gaben, den Hauptprozess aber, die Reduktion des Gesichtsorgans, gelang es nicht hervorzurufen[3]), folglich war kaum darauf zu rechnen, ihn mit den primitiven Mitteln zu erreichen, die mir zu Gebote standen. Aber bei Viré's Versuchen sah ich die Hauptursache des Misserfolgs darin, dass 1. er zu hochorganisierte Tiere benutzte; 2. dass er so tiefeingreifende Veränderungen, wie eine Reduktion des Auges, bei einer Generation von Tieren erreichen wollte. Um dieses zu vermeiden, nahm ich als Objekt meiner Versuche nicht *Gammarus* und *Asellus*, sondern die gewöhnlichen Bewohner unserer Teiche und Pfützen — Daphnien und Cyclopen und diesen Umstand sehe ich als die Hauptursache an, dass es mir gelang, mit eigenen Augen zu beobachten, wenn auch nicht bis zu Ende, den Prozess der Reduktion des Auges.

Die Daphnien erscheinen entschieden als das dankbarste Objekt für diesen Versuch. Bei einer relativ einfachen Organisation vermehren sie sich parthenogenetisch sehr schnell (die Generationen können sich wöchentlich ablösen) und außerdem machen ihr großes, schwarzes Auge und die Durchsichtigkeit ihres Körpers alle Beobachtungen sehr einfach und leicht. Es ist richtig, dass man Daphnien bisher in unterirdischen Gewässern nicht gefunden hat und blinde Parallelformen derselben fehlen, so dass ich mit meinen Versuchen keinen natürlichen Vorgang wiederholte, sondern etwas ganz Neues vornahm, aber ich führte die Versuche aus, nicht, um die Entstehung von Höhlenformen klarzustellen, wie es Viré tat, sondern zu rein theoretischen Zwecken.

An meinen Versuch ging ich mit den allerprimitivsten Werkzeugen und Vorrichtungen: zum Zwecke der Erreichung vollster Dunkelheit wählte ich in einem kleinen halbdunklen Zimmer ein Regal, bedeckte es mit einer dicken Schicht Zeitungspapier und stellte darauf die Gefäße mit den Daphnien, welch erstere einigemal mit schwarzem Kattun umwickelt waren und bedeckte sie mit umgekehrten Tontöpfen, wie sie gewöhnlich für Zimmerpflanzen benutzt werden. Jeder Tontopf wurde von außen nochmals, an der Berührungslinie mit dem Papier mit einer mehrmals zusammengelegten wollenen Decke umwunden.

Bei so primitiven Hilfsmitteln war der Versuch natürlich bedeutend erschwert und verlangsamt durch den Umstand, dass ich

3) Im oben angeführten Referat von A. Viré wird erwähnt, u. a. auch vom Aal, bei dem nach 5 Jahren Aufenthalt im Dunkeln das Auge um das Doppelte an Umfang zunahm, während die Sehteile des Nervensystems atrophierten. Da Viré nichts Genaueres hierüber sagt, kann man nicht näher auf die Beurteilung des Mitgeteilten eingehen.

oft die Daphnien nachsehen, das Wasser wechseln oder es durchlüften musste, da sie sonst krank wurden und starben. Im Durchschnitt sah ich einmal in 10 Tagen nach. Ich muss bemerken, dass der Wasserwechsel als eines der gefährlichsten Experimente erscheint, dem man die Versuchsdaphnien unterziehen musste. Das Wasser entnahm ich stets ein und demselben Teich und dennoch starben die im alten Wasser sich eingewöhnt habenden Daphnien stets nach 1—2 Tagen nach ihrer Überführung in frisches Wasser, deshalb musste man erst vorsichtig frisches Wasser zum alten zufüllen und dann erst sie gänzlich in frisches überführen.

Gewöhnlich hörten die lange in ungewechseltem Wasser gehaltenen Daphnien auf sich zu vermehren, wurden weniger beweglich und starben oft ab, und wenn sie leben blieben, erzeugten sie Nachkommenschaft nur bei Wasserwechsel, was denn auch etwa einmal im Monat (ausgenommen den Winter) geschehen musste, wobei dennoch der Prozentsatz an Toten sehr groß war. Das Wasser gab ich ihnen unfiltriet, seihte es aber zweimal durch Zug von mittlerer Dichtigkeit, welches Daphnien, Cyclopen u. s. w. zurückhalten konnte, aber einen großen Teil Mikroorganismen durchließ, von denen sich die Daphnien offenbar ernährten.

Am 23. Mai 1908 brachte ich einige Exemplare *Daphnia pulex* aus einem Teiche, den ich mit dem Buchstaben A bezeichnen will, in solche Bedingungen. Nach einem Monat, am 26. Juni, setzte ich ein Exemplar *Daphnia pulex* davon in ein besonderes Gefäß, wobei ich an ihm keinerlei besondere Veränderungen bemerkte. Freilich hatte es seine rotbraune Färbung vollkommen verloren und war farblos geworden, aber es fällt schwer, diese Erscheinung in direkten Zusammenhang mit dem Lichtmangel zu bringen, da *D. pulex* überhaupt leicht seine Farbe verliert infolge von allerlei ungünstigen äußeren Umständen. Das Auge dieser Daphnie erschien normal. Wieder nach einem Monat, am 25. Juli, fand ich in diesem Gefäße 4 Exemplare, 1 älteres und 3 junge; beim alten Exemplar bemerkte ich zuerst den interessanten Beginn zur Reduktion des Auges: auseinander tretende Partikelchen des schwarzen Augenpigments, das an den Rändern gleichsam etwas zerrissen erschien, und von ihm trennten sich unregelmäßig Klümpchen schwarzen Pigments, die sich über den Kopf, teilweise über den Rumpf verteilten u. s. w., und ich sah sie z. B. in den Muskeln der Herzgegend. Einige der Pigmentklümpchen, die sich in die Region des Nebenauges begeben hatten, erschienen als eine Art überzählige Pigmentflecke.

Bei einer der drei jüngeren Daphnien bemerkte ich eine andere interessante Erscheinung: während das große (paarige) Auge derselben mehr oder weniger normal erschien und von ihm sich keinerlei Pigmentklümpchen abtrennten, war das kleine Nebenauge (Pigmentfleck) deutlich in zwei Teile geteilt, die von annähernd gleicher

Größe waren und in einer horizontalen Linie lagen. In diesem Zustande konnte ich dieses Exemplar über einen Monat beobachten, wonach es starb. Die beiden anderen Daphnien in diesem Gefäße erschienen normal.

Die erste Daphnie mit partieller Depigmentation des Auges setzte ich am 2. August in ein besonderes Gefäß und gegen den 10. August lieferte sie dort eine recht zahlreiche Nachkommenschaft. Bald starb dieses interessante Exemplar, die erste Generation, die von ihm herstammte, erreichte die Geschlechtsreife, es traten Männchen auf und begann die geschlechtliche Periode. Diese dauerte ziemlich lange und während derselben sah ich weder bei den Männchen noch bei den Weibchen irgendwelche merkbare Veränderungen. Die Zahl der Daphnien nahm allmählich ab, die Männchen starben aus und gegen Ende November bis Mitte Dezember überstieg ihre Zahl nicht 8—9, aber auf dem Boden des Gefäßes lag eine Menge Ephippien, die ich einstweilen nicht anrührte. Das äußere Aussehen dieser Daphnien bot nichts besonderes, obwohl am 23. Dezember bei dem einen Exemplar von mir ein schwacher Anfang des Prozesses der Augendepigmentation bemerkt wurde, der aber nicht weiter fortschritt und im ersten Anfangsstadium stehen blieb. Auch späterhin konnte ich bei den Exemplaren dieser Generation zuweilen 2—3 Pigmentklümpchen beobachten, die sich vom Auge abtrennten, doch erreichte dieser Prozess bei weitem nicht den Umfang, wie der für den Julifall beschriebene. Im allgemeinen aber war das Auge dieser Daphnien verändert — es stellte nicht mehr jenes kompakte und bewegliche Organ dar, das für normale Tiere charakteristisch ist; es hatte zuweilen eine unregelmäßige Form angenommen, war fast unbeweglich, die Linsen lagen unordentlich und erschienen zuweilen wie geplatzt, am interessantesten aber waren die Abänderungen des Nebenauges. Fast bei allen Exemplaren variierte seine Gestalt; meistens war es von vorn nach hinten in die Länge gezogen (in der Horizontallinie), wobei zuweilen gleichsam eine sich vorbereitende Teilung in 2 und sogar 3 Teile angedeutet war. Bald darauf, im Anfang Januar 1909, bemerkte ich bei einigen von diesen Daphnien in den Ovarien reifende Eier, die aber nicht voll zur Reife kamen. Am 19. Januar fand ich ein Exemplar, bei dem der Pigmentteil des Nebenauges vollkommen geschwunden war (die Nerven aber waren natürlich an der Stelle geblieben), und diese ungewöhnliche Daphnie, die ihr Genusmerkmal eingebüßt hatte (z. B. nach dem System von Richard), sahen in lebendem Zustande die Professoren N. J. Zograff, G. A. Koshewnikow und Privatdozent N. W. Bogojawlenskij.

Am 16. Februar bemerkte ich bei einer anderen Daphnie den Pigmentfleck deutlich in zwei Teile geteilt, ein kleineres vorderes und ein etwas größeres hinteres. Am 14. März lebten nur noch drei

Exemplare, darunter auch das mit dem geteilten Nebenauge (s. die Abbildung 1). Das Rostrum und die Antennen des ersten Paares hatten mit den Tastborsten bei diesen Daphnien eine recht ungewöhnliche Form angenommen: das Rostrum war sehr verkürzt und stumpf geworden und die Antennen des ersten Paares mit den an ihnen sitzenden Tastborsten waren stark nach vorn vorgetreten. Am 4. April fand ich das letzte Exemplar von dieser parthenogenetischen Serie tot, das wahrscheinlich in der Hälfte August geboren war.

Da ich dieses voraussah, hatte ich schon Ende Januar aufs Geratewohl mehr als 20 Ephippien mit den in ihnen eingeschlossenen Wintereiern vom Boden des Gefäßes genommen und sie in einem Glase mit Wasser in den Frost gebracht, indem ich es in einen Kasten mit Schnee stellte. Das Wasser gefror und in diesem Zustande hielt ich sie $1^1/_2$ Monate, wonach ich sie im Eisstück ins Zimmer überführte, in das Gefäß mit dem Wasser, in dem früher die Daphnien gelebt hatten, und da erschienen zwischen dem 16. und 21. März genau 20 Stück junger Daphnien, die ich am 21. März wieder ins Dunkel setzte, einstweilen im alten Wasser. Da wuchsen sie heran und bei ihrer Besichtigung am 23. April fand ich ein Exemplar mit vollkommen deutlich in zwei Teile geteiltem Nebenauge. Somit war das schon der dritte Fall.

Ich muss bemerken, dass ich die Wintereier vom Boden des Gefäßes aufs Geratewohl entnahm und es konnten dort zu verschiedener Zeit gelegte sich befinden, beginnend mit dem Ende des August und bis zum Anfang Dezember, so dass von der Gesamtzahl der 10 Monate (vom Mai 1908 bis März 1909), die vom Beginne des Versuches verflossen waren bis zum Erscheinen der jungen Daphnien aus den Wintereiern, $3^1/_2$—7 Monate ausgeschlossen werden müssen, während welcher die Wintereier ruhig im Wasser lagen.

Die neue Daphniengeneration vermehrte sich, aber ich konnte im Bau ihrer Augen keinerlei besondere Veränderungen wahrnehmen. Am 27. Juni fand ich ein Exemplar, bei dem vom Auge sich zwei ziemlich große Pigmentklümpchen in der Richtung zum Nebenauge hin abtrennten. Bei den übrigen hatten die Augen einen großen Umfang, eine etwas unregelmäßige Form mit unordentlich verteilten Linsen.

Danach trat gleichsam plötzlich eine Wendung im Gange des Prozesses ein, es begannen plötzlich scharfe Veränderungen und dabei gleichzeitig an einer bedeutenden Individuenzahl. Bei der Durchsicht am 5. Juli, d. h. nach 8 Tagen, war ich erstaunt, als ich bei dem oben beschriebenen Exemplar schon ein scharfes Bild der Augendepigmentation bemerkte und in dem anderen Gefäß (alle Daphnien lebten in zwei Gefäßen) noch drei Exemplare, bei denen

die Augen ein erstaunliches Reduktionsbild darboten. So z. B. hatte das eine von ihnen mitten im Auge ein Lumen. Veränderungen am Nebenauge konnte ich nicht wahrnehmen. Im ganzen

Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3.

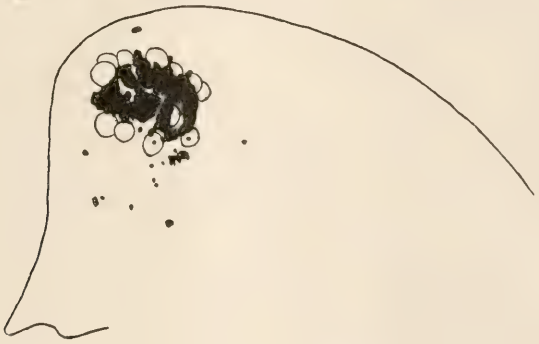


Fig. 4.

Fig. 5.

hatte ich an diesem Tage 10 erwachsene Daphnien und von ihnen hatten vier, d. h. 40%, stark veränderte Augen. Zum 12. Juli war von diesen vier noch eine am Leben, die isoliert, am 13. Juli 5—6 Junge zur Welt brachte. Am 23. Juli fand ich schon unter diesen

Jungen zwei Exemplare, bei denen die Augen stärker verändert waren (Abbild. 2) als bei der Mutter. Sie stellten einen ziemlich unordentlichen Haufen von Linsen mit einem Rest von gleichsam zerrissenem Pigmentteil des Auges dar. Was aber am erstaunlichsten ist — diese Exemplare waren nur 10 Tage alt. In geringerem Grade wurde die Depigmentation des Auges bei einer bedeutenden Anzahl von Individuen beobachtet.

Am 31. Juli stellte ich eine Inventur aller Exemplare, außer den 1—2 Tage alten, auf, die in diesem Gefäße von der einen oben beschriebenen Mutter zur Welt gebracht waren. Es fanden sich 15 Exemplare. Von ihnen waren:

3 Daphnien mit stark depigmentiertem Auge von der ersten Brut (13.—14. Juli);
3 „ mit nur leicht depigmentiertem Auge von derselben Brut;
4 „ , sehr jung (4—5 Tage alt) mit bedeutend depigmentiertem Auge; von der zweiten Brut;
2 „ mit leicht depigmentiertem Auge, aus derselben Brut;
3 „ ohne Spur von Depigmentation, aus derselben Brut.

Äußerst interessant ist es, dass hier fast alle (außer drei sehr jungen) Daphnien, die von einer Mutter abstammten, in geringerem oder größerem Grade depigmentierte Augen besaßen, darunter sehr junge, bei weitem nicht erwachsene Exemplare. In zwei anderen Gefäßen fand ich am selben Tage zwei junge Daphnien mit stark depigmentiertem Auge, zwei ältere mit leichten Anzeichen von Depigmentation und zwei normale Exemplare.

Nachdem ich das Wasser erneuert hatte, beschloss ich, meine Daphnien 15 Tage lang nicht ans Licht zu bringen, damit die weiteren Veränderungen am Auge unbehindert vor sich gehen konnten. Am 7. August sah ich auf einige Sekunden zu ihnen hinein — alle waren am Leben und offenbar gesund, aber als ich am 18. August sie ans Licht brachte, um sie zu besehen, erwies es sich, dass von der ganzen Serie (mit den jungen Exemplaren waren es etwa 30 Stück) nur vier nachgeblieben waren, darunter zwei erwachsene. Bei der einen von ihnen beobachtete ich den äußersten Grad von Zerfall des Auges in dieser Serie (s. Fig. 3). Ungeachtet der täglichen Durchlüftung, oftes Wechseln des Wassers u. s. w. waren diese vier Exemplare offensichtlich dem Tode geweiht und es starben zuerst die drei mit mehr oder weniger normalem Auge, und am 27. August war ich genötigt, schon das letzte sterbende Exemplar mit dem sehr stark depigmentierten Auge in Spiritus zu legen.

So endete denn offenbar durch zufällige Umstände mein Versuch nach 15 Monaten und 4 Tagen nach seinem Beginne. Viele-

mal hing er an einem Haar und nur dank dem glücklichen Zusammentreffen gewisser Umstände wurde er nicht früher unterbrochen, als ich noch keine sichtbaren Resultate erreicht hatte. Bei weitem nicht immer kann man die Daphnien zwingen, unter für sie so ungewöhnlichen Umständen zu leben, wie völlige Dunkelheit, unzweifelhaft herabgesetzte Sauerstoffmenge, vielleicht auch Mangel an gewohnter Nahrung u. s. w., und oft drohte ihnen völliges Aussterben. Viele neue Serien, die ich 1908 und 1909 vornahm, starben zuweilen schon nach einigen Tagen vollständig ab, zuweilen auch nach einem Monat u. s. w. Mehr Erfolg hatte eine Serie, die ich am 12. Juni aufstellte, wo ich eine Daphnie (*D. pulex*) ins Dunkel setzte, die ich aus einer austrocknenden Pfütze genommen hatte, und deren Nachkommenschaft sich eingewöhnte. Nachdem ich das Muttertier in Spiritus gelegt, rührte ich die andern genau einen Monat lang nicht an und holte das Gefäß erst am 13. Juli ans Licht und musterte seine Bewohner unter dem Mikroskop. Zu meinem Erstaunen fand ich neben sieben erwachsenen normalen Exemplaren zwei, bei denen in ziemlich bedeutendem Grade der Depigmentationsprozess am Auge begonnen hatte, darunter ein sehr junges, noch nicht erwachsenes Exemplar (s. Fig. 4—5). Gegen Anfang August starben alle diese Exemplare, nachdem sie eine Nachkommenschaft von 15—16 Stück hinterlassen hatten, die gar keine Veränderungen aufwies, außer zweien, bei denen man höchstens den Beginn eines Depigmentationsprozesses des Auges wahrnehmen konnte.

Diese Serie erlitt zur selben Zeit wie die erste, d. h. etwa um den 18. August, dasselbe traurige Schicksal — am Leben blieben nur sechs Exemplare, darunter die zwei oben erwähnten mit leichter Depigmentation des Auges. Gegen Anfang September starb diese ganze Serie ab.

Endlich am 24. August 1909 begann ich eine dritte Versuchsserie mit *Daphnia pulex*. Ich setzte eine Daphnie ins Dunkel aus dem Teiche B (der sich bedeutend von dem Teiche A unterschied, dem die Stammutter der ersten Serie entnommen wurde), und am 6. September fand ich, als ich nachsah, ein normales Exemplar (das Muttertier), mit kaum bemerkbaren sehr winzigen schwarzen Körnchen neben dem *Ganglion opticum*, und außerdem etwa 15 Männchen, bei denen sechs an ihren Augen das Bild einer sehr starken Depigmentation aufwiesen, indem das Auge als ein unregelmäßiges Aggregat von Linsen und Pigmentklümpchen erschien, die teilweise auseinandergetreten waren, sogar auf den Körper hin. Eine geringe Menge der letzteren war in der Partie um das Herz sichtbar und neben der Schalenspitze (Abbild. 6).

Diese Männchen waren also höchstens 12 Tage alt. Bei der Durchsicht am 14. September bemerkte ich bei noch einigen Männ-

chen den Beginn des Depigmentationsprozesses. Leider war diese interessante Serie dem Untergange geweiht, da das Muttertier gestorben und nur Männchen, nicht ein einziges Weibchen nachblieb.

Außer mit der Art *Daphnia pulex* versuchte ich 1908 auch mit *D. longispina* zu experimentieren, doch wollten diese absolut nicht im Dunkeln leben und starben regelmäßig ab. Am 12. Juli 1909 setzte ich ein Exemplar *D. longispina* aus dem Teiche B ins Dunkle und diese lieferte dort eine ganze Serie. Nach 12 Tagen bemerkte ich bei einem der Stücke die Anzeichen einer stark ausgeprägten Depigmentation des Auges, wobei Pigmentklümpchen buchstäblich über den ganzen Körper verstreut gefunden wurden (Abbild. 7). Am 31. Juli bemerkte ich den Beginn dieses Prozesses bei einem anderen Exemplare, aber diese Veränderungen hatten offenbar keinen dauernden Charakter, da bei den Nachkommen dieser Daphnien ich keine Veränderungen wahrnehmen konnte bis zum 27. August, wo ich sie zuerst wieder bei zwei Exemplaren fand, aber nur in sehr schwachem Grade. Beim ersten Exemplar mit depigmentiertem Auge verlor sich zu dieser Zeit die Pigmentpartie des Nebenauges — das war also der zweite derartige Fall.

Fig. 6.

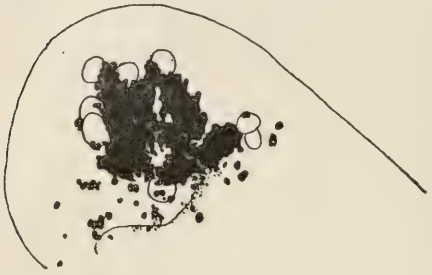
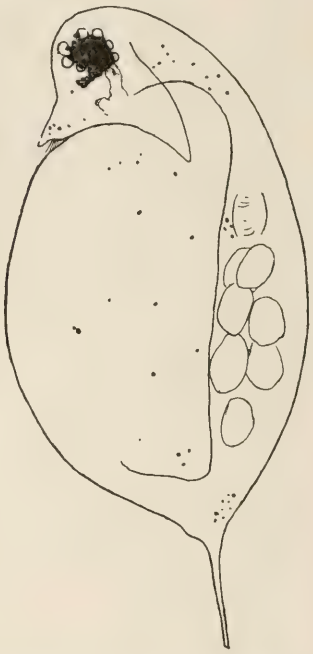


Fig. 7.



Endlich will ich einige Worte über meine Versuche an Cyclops sagen. Am 7. April 1908 setzte ich 5—6 Cyclops ins Dunkle, die eine gewisse Zahl Junge lieferten, doch hörte ihre Vermehrung bald auf, da ich ihnen lange Zeit kein frisches Wasser gab. Meine weiteren Versuche mit den Daphnien zogen meine Aufmerksamkeit von den Cyclopen ab und sie lebten in ein und demselben Wasser vom Juli 1908 bis zum Mai 1909, wo ich einen Wasserwechsel vornahm, was den Tod aller in wenigen Tagen zur Folge hatte, obwohl die Cyclopen in jeder Beziehung leichter als Daphnien die Veränderungen äußerer Verhältnisse ertragen und überhaupt zäher

sind. Dagegen aber bieten sie ein viel weniger geeignetes Objekt zur Beobachtung im lebenden Zustande, als die Daphnien, und schon die geringe Größe ihres Auges lässt geringere Veränderungen schwer erkennen. Ferner vermehren sich die Cyclopen stets auf geschlechtlichem Wege, viel langsamer als die Daphnien und so ist hier kein so schneller Generationswechsel möglich wie bei letzteren.

Das einzige, was mir hier zu beobachten gelang, war die Veränderung der Augenfarbe, sie ging fast bei allen Cyclopen vom Schwarzen ins Rote von verschiedener Abstufung der Nuancen über. Im Juni 1909 begann ich eine zweite Versuchsserie an Cyclopen und zum 20. August fand ich eine starke Veränderung der Augenfarbe (in diesem Falle wechselte ich regelmäßig das Wasser und die Vermehrung ging normal vor sich). Diese variierte bei verschiedenen Exemplaren (unabhängig vom Alter) von dunkelrot bis gelbrosa, wobei ich letztere Erscheinung auch bei sehr alten Exemplaren beobachtete. Interessant ist es, dass unter normalen Verhältnissen bei den Nauplius der Cyclopen und bei jungen Exemplaren die Augen anfangs grellrot sind, dann dunkler werden und bei erwachsenen Tieren gewöhnlich schwarz sind, so dass die Züchtung im Dunkeln hier gleichsam eine Rückwärtsbewegung des Prozesses hervorrief. Es ist wahr, dass ich es nicht wagen möchte, die beschriebenen Veränderungen hier in direkten Zusammenhang mit dem Lichtmangel zu bringen, da ich mich nicht mit der Züchtung von Cyclopen unter verschiedenen veränderten Bedingungen beschäftigte, wie ich es in bezug auf die Daphnien tat[4]).

Somit beobachtete ich an vielen Exemplaren zweier Arten von Daphnien Veränderungen unter dem Einflusse der Züchtung in vollständiger Dunkelheit und diese Veränderungen gingen gewöhnlich in allen Fällen nach einem allgemeinen Plane: das Auge verlor seine gewöhnliche, mehr oder weniger regelmäßige Form, erschien an den Rändern gleichsam wie zerrissen, danach lösten sich von ihm in geringerer oder größerer Menge kleine Pigmentklümpchen, die dann erst über den Kopf, später auch über andere Teile des Körpers sich verteilten. Ich sah sie auch in den Muskeln (besonders in der Umgebung des Herzens), neben dem Darm und vor allen Dingen

4) Diese Mitteilung war schon druckfertig, als es mir gelang, alle Stadien des Zerfalles und der Depigmentation des Nebenauges bei einer Spezies von *Chydorus* zu beobachten. Die *Chydorus* lebten bei mir ungefähr 3 Monate in einem Gefäße, wo sie sich massenhaft vermehrten. In den letzten Tagen vom September setzte ich sie ins Dunkle, und nach 20—25 Tagen war das Nebenauge des meisten Teils der Tiere ganz geändert. Das schwarze Pigment des Nebenauges war in verschiedene Mengen Pigmentklümpchen zerfallen, welche in einigen Fällen in alle Körperteile wanderten. In diesen Fällen verschwand der pigmentierte Teil des unpaaren Auges gänzlich, oder es blieben an seinem Platz fast annehmbare Spuren von Pigmentkörnern. Das paarige Auge zeigt noch keine wahrnehmbare Änderungen.

in der Epithelialschicht unter der Chitindecke des Körpers dieser Tiere. Worin der Mechanismus des Auseinandertretens der Pigmentkörnchen eigentlich besteht, ob wir hier ein Bild der Phagozytose oder sonst eine kompliziertere Erscheinung vor uns haben, ist einstweilen unmöglich zu entscheiden und das bleibt weiteren Untersuchungen vorbehalten. Ich will hinzufügen, dass die Körnchen schwarzen Pigments sich nur im Körper derjenigen Daphnien finden, deren Auge sich auflöst, d. h. dass dieses Pigment dem Auge entstammt und keine Neubildung darstellt.

Die Depigmentation des Auges erscheint offenbar als eines der wichtigsten Stadien der Reduktion des Auges und die hier stattfindenden Erscheinungen beschränken sich bei weitem nicht bloß auf Teilung und Wanderung des schwarzen Pigments; wir sehen, dass das Auge hierbei zu einer formlosen Masse wird von Linsen, die mit Pigmentkörnchen gemischt sind; die normalen Verhältnisse der wichtigsten Elemente des Daphnienauges sind total zerstört, der Gesichtsapparat ist in Teile zerfallen, aber die Bruchstücke dieses Apparates entfernen sich ziemlich langsam von ihrem ursprünglichen Platz; indem sie sich über den ganzen Körper verteilen, bleiben die Pigmentkörnchen ziemlich lange an den neuen Stellen stehen, zuweilen bis zu einem Monat und verschwinden dann allmählich durch Aufsaugung. Ungeachtet der so erfolgenden Verminderung des schwarzen Augenpigments erscheint sein nachbleibender Teil ziemlich groß dem Umfange nach, oft sogar größer als das normale Auge; bei aufmerksamer Betrachtung aber unter stärkerer Vergrößerung erweist es sich größtenteils nicht gleichartig und kompakt, wie bei normalen Exemplaren, sondern aus vielen individualisierten runden oder länglichen Klümpchen Pigments von verschiedener Größe bestehend, die zuweilen kettenartig verbunden sind u. s. w. Diese Klümpchen bringen aufeinander liegend bei oberflächlicher Betrachtung den Eindruck einer gleichförmigen Masse hervor.

Sehr interessant ist der Umstand, dass der eigentliche Prozess des Zerfalles beim Auge sehr rasch vor sich geht, zuweilen im Laufe einiger Tage. Offenbar wird dieser Prozess im Verborgenen vorbereitet und entwickelt sich dann plötzlich mit voller Kraft. Ich will hier nur an die Plötzlichkeit des Eintritts der Veränderungen bei den Daphnien aus der ersten Serie, nach vielen Monaten fast resultatloser Züchtung im Dunkeln erinnern. Die Anfangsstadien dieses Prozesses kann man recht oft sehen, die mittleren Stadien selten. Gewöhnlich genügen einige Tage, dass das bis dahin dem Anschein nach kompakte und mehr oder weniger normale Auge, sich in eine unordentliche Ansammlung von Trümmern verwandelt. Natürlich kann man in der Schnelligkeit dieses Prozesses sehr starke individuelle Schwankungen beobachten und bei einigen

Exemplaren gehen die Veränderungen langsam, bei anderen schnell vor sich.

Jetzt drängt sich uns die Frage auf, ob die beschriebenen Veränderungen in den Gesichtsorganen eben unter der direkten Einwirkung des Lichtmangels vor sich gehen oder aber unter dem Einflusse irgendwelcher anderer, uns vielleicht unbekannter, aber mit dem Dunkel verbundener Faktoren? Unter natürlichen Bedingungen habe unbedingt weder ich und sicher auch niemand anders jemals lebendiges Daphnienexemplar mit den beschriebenen Veränderungen am Auge und mit auseinandertretendem Pigment auf dem Körper gefunden, obwohl ich bei meinen systematischen Untersuchungen an den Daphnien unter dem Mikroskop viele tausende lebende Exemplare aus allen möglichen Wasseransammlungen durchmustert habe. Was aber das Nebenauge anbetrifft, so hatte ich bei natürlichen Verhältnissen Gelegenheit, Exemplare der Arten *Daphnia pulex* und *longispina* zu finden, bei denen es in der Form variierte; es kamen nämlich (am häufigsten) solche Augen von länglicher Form vor, die von vorn nach hinten ausgezogen waren, dreieckige, herzförmige u. s. w., aber kein einzigesmal sah ich das Nebenauge in zwei Teile geteilt, oder noch weniger, dass der Pigmentfleck ganz verschwunden wäre. Außer dem allgemeinen Interesse sind die Veränderungen des Nebenauges hier schon deshalb bemerkenswert, weil sie darauf hinweisen, dass viele mit Unrecht dasselbe als ein fast rudimentäres Organ ansehen. Es ist offenbar, dass es ein so oder anders funktionierendes Organ ist, sonst könnte eine Veränderung der äußeren Verhältnisse an ihm keine Veränderungen hervorrufen, und außerdem befinden sich seine Funktionen so oder anders im Zusammenhange eben mit den Lichtbedingungen.

Aber das Leben der Daphnien in Freiheit ist etwas ganz anderes als ihre Kultur in Gefäßen im Zimmer; hier sind die Lebensbedingungen für sie wesentlich verändert. Vor allen Dingen ist die Verminderung der Sauerstoffmenge zu beachten, da eine Anreicherung des Wassers mit Sauerstoff in den Gefäßen durch die gewöhnlich vorhandene Schicht von bakterialer Herkunft auf der Oberfläche des Wassers hintangehalten wird. Ebenso wirkt die beständige Bewegungslosigkeit des Wassers, die Eigenschaft der Zimmerluft überhaupt, u. s. w., ungünstig. Ferner spielt die verminderte Nahrungsmenge eine Rolle, besonders im Dunkeln, wobei den Algen und allen Geschöpfen, die Chromatophoren besitzen, die Existenz erschwert ist. Zuweilen ernähren sich die Daphnien auch im Dunkeln gut, wenn nur die ihnen als Futter dienenden Mikroorganismen gut gedeihen. Endlich ist bei lange lebenden Exemplaren (in der ersten Serie lebten bei mir einige Daphnien je ein halbes Jahr), und ebenso auch bei der ganzen Serie eine Umbildung

der Organe, somit auch des Auges, auf Grund der Degeneration möglich.

Um einige meiner Beobachtungen zu kontrollieren, züchtete ich sehr viele Daphnien von den verschiedensten Arten und Varietäten in besonderen Gefäßen und unter verschiedenen Bedingungen. Ich verfolgte genau alle Veränderungen in ihrer Organisation und bemerkte unter anderem auch, dass Mangel an Sauerstoff und Nahrung vor allen Dingen eine Verminderung der Nachkommenschaft bei den Daphnien zur Folge hat, ja sogar die völlige Einstellung der Eiablage; ferner führt dieses zu einer sehr baldigen Verblassung der Farbe der Daphnien, die sehr oft an völliges Verlieren der Farbe grenzt. Deshalb schreibe ich auch dem Umstande, dass die Daphnien und ein großer Teil der Cyclopen im Dunkeln fast farblos waren, keine besondere Bedeutung zu. Außerdem fanden sich auch andere Veränderungen morphologischen Charakters, aber an den Gesichtsorganen waren entschieden keinerlei Veränderungen wahrnehmbar, obwohl einige Serien bei mir ohne Unterbrechung fast ein Jahr lebten. Außerdem lebten im Herbst und Winter 1908 in zwei Gefäßen *D. pulex* aus demselben Teiche A, dem ich das Muttertier der ersten Serie meiner Versuche entnahm; sie lebten bis zum März 1909 bei sehr wenig Wasser, das ich vom August an nicht gewechselt hatte. In diesen Gefäßen waren 5—6 Monat alte Exemplare, ebenso wie die, welche zur selben Zeit im Dunkeln lebten, ein Alter, das für Daphnien unter natürlichen Verhältnissen ganz ungewöhnlich erscheint.

Eine Zeitlang wandte ich bei der Durchsicht der Exemplare, die im Dunkeln gehalten wurden, ähnlich dem auf Fig. 1, meine Aufmerksamkeit dem Umstande zu, dass ihr Rostrum sehr klein und stumpf war und die Antennen des ersten Paares mit den Tastborsten sehr stark nach vorn vorgestreckt waren, und dachte unwillkürlich, dass dieses das Resultat der Anpassung an das Leben im Dunkeln sei, wenn eine solche Stellung der Tastborsten dem Tiere von Nutzen sein konnte. Vielleicht verhält es sich auch so, doch sah ich bei der Durchsicht der Exemplare, die gegen ein halbes Jahr bei Tageslicht gelebt hatten, dass ihr Rostrum und die Antennen des ersten Paares dieselbe Form hatten, wie das Exemplar, das auf Fig. 1 dargestellt ist. Überhaupt sind die Tastborsten bei Daphnien, die im Dunkeln erzogen wurden, gewöhnlich etwas vergrößert in der Länge, jedoch nicht so sehr, dass diese Erscheinung besonders in die Augen fiele. Bei den Exemplaren der ersten Serie erreichte diese Verlängerung im Durchschnitt nur ein Viertel ihrer Gesamtlänge.

Was aber das Auge dieser Daphnien anbetrifft, die bei Tageslicht erzogen wurden, so erschien es nur insofern verändert, wie das immer bei sehr alten Exemplaren zu bemerken ist, die zuweilen

in den Teichen vorkommen, aber es gab keinerlei besondere Veränderungen, die auch nur etwas an die im Dunkeln zustande gekommenen erinnerten: es hatte weder an Beweglichkeit noch an Kompaktheit verloren. In ihrem Körper fanden sich keine Spuren von Klümpchen schwarzen Pigments.

Außerdem kann die Möglichkeit einer anderweitigen Degeneration leicht durch die Fälle widerlegt werden, wo scharfe Veränderungen schon nach 12 Tagen nach dem Hineinsetzen der Stammmütter der Serien in die verdunkelten Gefäße auftraten (*Daphnia longispina*, dritte Serie *D. pulex*), da noch weder Nahrungsmangel noch Luftmangel sich geltend machen konnte und eine bedeutende Veränderung der Lebensverhältnisse nur in der Beleuchtung stattgefunden hatte. Bei vielen Versuchen der Züchtung von Daphnien in Wasser von verschiedener chemischer Beschaffenheit (Kalkwasser, alkalisches Wasser, verdünntes Seewasser u. s. w.) beobachtete ich ebenfalls kein einzigesmal irgendwelche besonderen Veränderungen an den Gesichtsorganen, und auf Grund alles dieses bin ich zur Überzeugung gekommen, dass die von mir beschriebenen Erscheinungen eben nur durch den Mangel an Licht hervorgerufen werden.

Jetzt entsteht die Frage: woher kommt diese große Differenz in der Zeitmenge, die erforderlich ist für das Auftreten der Veränderungen an den Gesichtsorganen bei den drei Serien von *Daphnia pulex* und ebenso im Vergleich zur Serie der Art *Daphnia longispina*? Nach meiner Meinung liegt die Antwort auf diese Frage darin, dass die Stammmütter aller drei Serien von *Daphnia pulex* aus drei ganz verschiedenen Wasserbehältern entnommen waren.

Alle Wasserbehälter kann man, so scheint mir, auf zwei Typen zurückführen: solche mit konstanten Bedingungen und solche mit wechselnden. Freilich sind Gewässer, die ganz in die erste Rubrik passen dürften, selten, aber viele von ihnen kann man als konstant, wenigstens annähernd, bezeichnen. In der ersten Gewässerkategorie liefern die Daphnien nur geringe Schwankungen der Merkmale in den Artgrenzen (öfter der Lokalvarietät); ein Exemplar gleicht vollkommen den anderen, und die Exemplare, die von einem Individuum abstammen, unterscheiden sich fast gar nicht voneinander. In den Gewässern des zweiten Typus aber kommt freilich ein dominierender Grundtypus vor, aber neben ihm gibt es eine bedeutende Menge abweichender Formen und die Exemplare aus solchen Gewässern liefern zuweilen bedeutende Schwankungen der Merkmale und die Unterart selbst erscheint schwankend, inkonstant, und die Individuen, die von einer Mutter herstammen, unterscheiden sich oft scharf voneinander.

Mehr als einmal fand ich und züchtete ich[5]) Exemplare solcher schwankenden Unterarten, die ein höchst interessantes Material für spezielle Untersuchungen bieten, und sie fügen sich wahrscheinlich leichter dem Einflusse äußerer Verhältnisse als die Arten aus den Gewässern der ersten Kategorie.

Zur Zahl der konstanten Unterarten gehören größtenteils die Bewohner der Teiche und der tiefen, nicht austrocknenden Pfützen, überhaupt die der größeren Wasserbehälter. Die schwankenden Unterarten können dagegen überall vorkommen, öfter jedoch in kleinen, austrocknenden Pfützen, wo die Wassertemperatur scharfen Schwankungen unterworfen ist, ebenso die Beleuchtungsstärke, der Sauerstoffgehalt und sogar die chemische Zusammensetzung des Wassers u. s. w. Am häufigsten aber erhält man schwankende Unterarten von den konstanten, wenn diese in neue Verhältnisse, und sollten es beständige sein, gebracht werden, so z. B. Seespezies, die in Flussaltwasser gerieten, Teicharten, die in Pfützen gelangten, u. s. w., geben schwankende Merkmale, indem sie sich den neuen Verhältnissen anpassen. Konstante Arten, die bei wenig sich ändernden Verhlätnissen leben (natürlich mit Außerachtlassung der Saisonänderungen), erwerben einen bestimmten Typus des Organismus, der den gegebenen Bedingungen entspricht, der sich mit dem Laufe der Zeit befestigt. Um ihn zu einer Änderung zu veranlassen, muss man vor allem die von ihm erworbene Konstanz, das Beharrungsvermögen, überwinden. Die schwankenden Arten besitzen diese Konstanz nicht, haben sich nicht zu einer bestimmten Form gefestigt und lassen Schwankungen nach verschiedenen Seiten zu.

Die Stammutter der ersten Serie von *D. pulex* war einem Teiche mit mehr oder weniger konstanten Verhältnissen entnommen worden und diese Art erscheint als einzige und Stammart in diesem Teich (ihre Variationen sind unbedeutend); dementsprechend sehen wir auch, dass viel Zeit erforderlich war, um das Beharrungsvermögen derart zu überwinden, ihren Widerstand, und als dieses geschah — etwa ganz gegen Ende Juni 1909 — da begannen plötzlich die charakteristischen und scharf ausgeprägten Veränderungen.

Die Stammutter der zweiten Serie entnahm ich schon absichtlich aus einer kleinen, austrocknenden Pfütze, mit wechselnden Verhältnissen. Und in der Tat, meine Erwartung wurde bestätigt: schon nach einem Monat erhielt ich ein deutliches Bild der Auflösung des Augenpigments u. s. w., dennoch aber waren diese Veränderungen offenbar weniger tiefgehende als in der ersten Serie, da ihre Intensivität im August bedeutend nachließ und sie über-

5) Das in dieser Hinsicht von mir gesammelte Material ist noch nicht abschließend bearbeitet.

haupt nicht bis zu dem Maße gediehen wie bei den Exemplaren der ersten Serie.

Die Stammutter der dritten Serie endlich kam aus einem anderen Teich, in dem zwei variierende Abänderungen von *D. pulex* und *D. longispina* leben und — was am interessantesten erscheint — bei *D. pulex* erscheint als variierendes Merkmal u. a. auch das Auge, es variiert nämlich in seiner Größe, in der Zahl und Anordnung der Linsen, es kommen sogar Extreme vor: Exemplare mit anormal großem Auge und geringer Zahl in das Pigment getauchter Linsen. Diese Art beobachtete ich besonders 2 Jahre lang, züchtete sie vielemal in Gefäßen, untersuchte sie im lebenden Zustande, zu verschiedener Zeit, mehr als tausend Exemplare und fand ohne Ausnahme weder bei den Weibchen noch bei den Männchen die geringsten Spuren einer Depigmentation des Auges.

Die Männchen der ersten Generation im Dunkeln gaben dieser Serie ein wunderbar scharfes Bild der Veränderung des Auges. (Vielleicht sind die Männchen überhaupt variabler unter dem Einflusse äußerer Umstände, was u. a. auch Darwin feststellt und ebensoviele Arbeiten aus der experimentellen Lepidopterologie).

D. longispina stammte aus demselben Teiche wie die dritte Serie von *D. pulex* und äußerte ebenfalls sehr bald (in 12 Tagen) eine Veränderung des Auges, obwohl es möglich ist, dass die Art *D. longispina* überhaupt für Veränderungen äußerer Umstände empfindlicher ist als *D. pulex*.

Jetzt kommen wir zu der wichtigsten Frage: was ist die theoretische Bedeutung der erhaltenen Resultate und welche allgemeinen Schlüsse können auf Grund derselben gezogen werden? Vor unseren Augen liegt die Tatsache einer fundamentalen Veränderung des Auges in Abhängigkeit von der Abwesenheit des Lichtes; wie soll man das erklären? Offenbar kann hier die gewöhnliche Erklärung eines orthodoxen Selektionismus nicht angewandt werden, nach dem solche Veränderungen allmählich, im Laufe vieler Jahre, nach Dutzenden und Hunderten von Generationen, stattfinden müssten, während hier die Veränderungen fast immer plötzlich, zuweilen im Verlaufe von 2—3 Generationen, die im Dunkeln gelebt hatten, sich einstellten und nicht nach Ablauf vieler Jahre, sondern zuweilen nach einigen Wochen, sogar Tagen. Außerdem isolierte ich beständig Daphnien in besonderen Gefäßen zu einem Stück, die den Beginn der Merkmale einer eintretenden Depigmentation des Auges aufwiesen, so dass hier von irgendeinem Kampf ums Dasein gar keine Rede sein kann und überhaupt spielte hier die natürliche Auswahl offenbar keine besondere Rolle und die Veränderungen gingen ohne deren Beihilfe vor sich.

Mir scheint, dass wir hier ein klares, auf experimentellem Wege erlangtes Beispiel des Auftretens des Lamarck'schen Prinzips vor

uns haben — die Reduktion eines Organs wegen Nichtgebrauches. Freilich ist dieses Lamarck'sche Prinzip noch wenig entwickelt, ungeachtet seines hohen Wertes; es hängt gleichsam in der Luft, da die dasselbe betonende Schule der Neolamarckisten sich sehr wenig um eine Befestigung auf Grund experimentell erlangter Tatsachen kümmert.

Wenn man die Veränderungen im Daphnienauge, die in allen vier Serien vor sich gingen, aufmerksam betrachtet, so muss man mit mir zur Überzeugung gelangen, dass die Erscheinung der Depigmentation des Auges in der ersten Serie in der Form, wie sie im Juli 1909 vor sich ging und die ihr so ähnlichen Erscheinungen in den anderen Serien, ihrem Wesen nach verschieden sind: in allen Serien, mit Ausnahme der ersten, tragen sie mehr oder weniger den Charakter von Zufälligkeiten, die nicht vererbt werden, oder nur in sehr geringem Grade, weshalb sie sehr bald auftreten können, großen Umfang erreichen, aber nach diesen Abweichungen kehrt ihre Nachkommenschaft wieder mehr oder weniger auf den normalen Weg zurück. Etwas anderes ist es mit den Veränderungen in der ersten Serie: während sie im Juli 1908 zufällige waren, erwerben sie nach einem Jahre, im 15. Monat des Versuches schon einen ausgeprägten Charakter, haben sich fast auf alle vorhandenen Individuen erstreckt und — was das Wichtigste ist — sind wahrscheinlich erblich geworden, da sie sogar bei 4—5 Tage alten Exemplaren auftreten, die von einer Mutter mit depigmentiertem Auge (31. Juli 1909) abstammten; wahrscheinlich liegt hier eine Vererbung auf natürlichem Wege, unter Einwirkung äußerer Einflüsse erworbener Veränderungen vor.

Moskau, den 20. Sept. 1909.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1. *Daphnia pulex* ♀, I. Serie, mit geteiltem Nebenauge, 6 Monat alt; gezeichnet 16. Februar 1909 [6]).
Fig. 2. „ „ I. Serie, 10 Tage alt; gez. 25. Juli 1909.
Fig. 3. „ „ I. Serie, äußerster Grad von Zerfall des Auges, das letzte Exemplar dieser Serie; gez. 18. August 1909.
Fig. 4. „ „ II. Serie, noch nicht erwachsenes Exemplar; gez. 27. Juli 1909.
Fig. 5. „ „ II. Serie, erwachsenes Exemplar; gez. 27. Juli 1909.
Fig. 6. *Daphnia longispina*, ♀, gez. 26. August 1909; Pigmentteil des Nebenauges bei diesem Exemplar ist später verschwunden.
Fig. 7. „ *pulex* ♂, III. Serie, 12 Tage alt, gez. 7. Sept. 1909.

6) Die Abbildungen 1—6 sind nach dem lebenden Objekt gezeichnet, Abbild. 7 ist nach dem Präparat gezeichnet.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Der Abonnementspreis für 24 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einsenden zu wollen.

Bd. XXX. 15. April 1910. № 8.

Inhalt: **Babák**, Über die Oberflächenentwickelung bei Organismen und ihre Anpassungsfähigkeit (Schluss). — **Khainsky**, Physiologische Untersuchungen über *Paramaecium caudatum*. — **Mereschkowsky**, Theorie der zwei Plasmaarten als Grundlage der Symbiogenesis, einer neuen Lehre von der Entstehung der Organismen.

Über die Oberflächenentwickelung bei Organismen und ihre Anpassungsfähigkeit.

Von Prof. Dr. Edward Babák (Prag).

(Schluss.)

III.

Die sämtlichen Fälle, welche wir bisher übersehen haben, zeugen insgesamt davon, dass einerseits einzelne Organe desselben Körpers durch ihre Oberflächenentwickelung einander vollständig angepasst sind, andererseits dass ein jeder Organismus seinen Lebensbedingungen gemäß charakteristisch entwickelte äußere Reaktionsoberflächen besitzt.

Dieses Angepasstsein, oder diese „Angepasstheit“ führt uns zur historischen Betrachtung: wir fragen nach dem Anpassungsgeschehen, wodurch dieses Angepasstsein entstanden ist. Dieses abgelaufene Anpassungsgeschehen lässt sich abschätzen, wenn wir zur empirischen Messung der Anpassungsfähigkeit der heutigen Organismen schreiten.

Auf diesem Gebiete sind aber bisher nur ganz spärliche Untersuchungen gemacht worden, da es sich eben um ein Grenzgebiet handelt, wo die Morphologie und die Physiologie zusammenfließen; seit langer Zeit werden diese gesondert gepflegt, erst in den letzten

Jahren erscheinen immer zahlreichere Forscher, welche physiologisch und morphologisch geschult die Bearbeitung der Unzahl der harrenden Probleme unternehmen.

Was die Anpassungsfähigkeit der Verdauungsröhre betrifft[19]), werden ältere Angaben angeführt, welche z. B. über die Unterschiede der Darmlängen bei verschiedenartig ernährten Tieren berichten, besonders bei den wilden und bei den gezähmten oder Haustieren. So ist nach Daubenton der Darmkanal der Hauskatzen weiter und um ein Dritteil länger als bei wilden Katzen derselben Größe, was eine Folge von ihrer weniger strengen karnivoren Kost sein soll. Nach Gurlt beträgt die Länge des Darmkanals beim Wolf 4, beim Haushund 5—6 Körperlängen. Ebenfalls das Wildschwein und andere wilde Tiere sollen verhältnismäßig kurze Verdauungsröhren besitzen (Cuvier, Landois). Nach Taranetzky wird bei den Kindern der niedersten Volksschichten in Russland ganz auffallend große Darmlänge angetroffen. Lucksch[20]) hat durch seine Messungen an Leichen der ländlichen Bewohner von Bukowina, welche fast ausschließlich von Pflanzennahrung leben, sichergestellt, dass bei ihnen merklich längere Verdauungsröhren vorkommen als bei den Einwanderern. Rudkoff[21]) hat den Einfluss der Nahrung auf die Verdauungsröhre bei Hunden studiert, indem er 16 Jungen (von zwei Hündinnen derselben Rasse) in vier Gruppen einteilte und mit Fleisch, Milch, gemischter Nahrung und reiner Pflanzenkost fütterte; die Vegetarianer (mit Brot, Reis, Erdäpfeln und Hafermehl ernährten) sind nicht lange am Leben geblieben, die fleisch- und milchfressenden Tiere haben das beste Gedeihen gezeigt: die fleischfressenden besaßen die kürzeste Darmlänge, nach ihnen die milchfressenden, wogegen die Vegetarianer die längste Verdauungsröhre aufwiesen; sowohl Dünn- als auch Dickdarm (aber nicht Blinddarm) wurden durch die Nahrungsweise verändert; die Milchfresser zeichneten sich auch durch sehr dünne Magenwände aus.

Gegen Rudkoff's Versuche lässt sich allerdings einwenden, dass er Fleischfresser zur Erforschung der Wirkungsweise der Nahrung verwendet hat, was unzutreffend ist, ähnlich wie es bei den Pflanzenfressern der Fall wäre. Von der (1882) russisch verfassten Abhandlung Rudkoff's bekam ich erst dieses Jahr Nachricht, während ich seit dem Jahre 1902 große Reihen von experimentellen Untersuchungen über die Variabilität der Verdauungsröhre bei den

19) Babák, E.: Experiment. Untersuch. üb. die Variabilität der Verdauungsröhre. Arch. f. Entwickelungsmech. XXI, 1906, S. 611.

20) Luksch: Zur Ätiologie der Darmverschlingung. Verh. d. deutsch. pathol. Gesellsch. 1905.

21) Rudkoff, M.: Einfluss der Nahrung auf die Größe und Form des Verdauungsapparates u. s. w. 1882. Petersburg (russisch).

omnivoren Froschlarven angestellt habe. Die Omnivoren bieten die höchste Wahrscheinlichkeit für die normale Ernährung mit der verschiedenartigsten Nahrung dar; wenn man sie sogar ausschließlich mit Pflanzennahrung oder nur mit Fleischnahrung füttert, so ändert man eigentlich nur die quantitativen Verhältnisse der üblichen gemischten Nahrung.

Die Fütterung der Larven von *Rana fusca* (und andere Anuren) mit frischem zerriebenem Froschfleisch einerseits, mit reingewaschenen Pflanzenteilen von *Stellaria media* andererseits geschah bald, nachdem die Tiere angefangen haben, Nahrung aufzunehmen, und wurde durch Wochen, manchmal bis vor die Metamorphose fortgesetzt. Wenn man die Froschfleischlarven als Kontrolltiere zum Ausgangspunkt der Vergleichung heranzieht, so betrug die Verlängerung der Darmlänge bei den Pflanzenfressern in den „verschiedenen Versuchsreihen 25—91%; das Verhältnis der Darmlänge zur Körperlänge belief sich bei den Fleischfressern auf 4,4—6,43, bei den Pflanzenfressern auf 8,06—8,67. Sehr bemerkenswert ist eine von den Versuchsreihen, wo die Froschlarven einerseits mit frischem Froschfleisch, andererseits mit faulendem Froschfleisch, worauf üppige Pilzflora gedieh, sich ernährt haben: bei den ersten war die relative Darmlänge 6,9, bei den zweiten (gleichsam mit gemischter Nahrung ernährten) 8,4. — Ähnliche Ergebnisse hat dann auch Yung publiziert, welcher sich unabhängig von mir mit Fleisch- und Pflanzenfütterung der Froschlarven beschäftigt hatte[22]).

Der teleologische Zusammenhang zwischen der Entwickelung der Darmoberfläche und der Fütterungsart scheint hier ganz klar vorzuliegen; doch es handelte sich mir darum, ihn durch eingehende kausale Analyse zu beweisen. Es genügt ja nicht die bloße oberflächliche Konstatierung, dass die Pflanzenkost größere Darmoberflächenentwickelung hervorruft, „weil" sie weniger ausgiebig und schwerer verdaulich ist, sondern es müsste gezeigt werden, dass es gerade die wichtigsten Nahrungsbestandteile der Pflanzenkost sind, die das auffällige Längenwachstum der Darmröhre bewirken, um mit Berechtigung schließen zu können, dass hier eine typische teleologische Reaktion vorkommt: ein Anpassungsgeschehen an die Bedürfnisse des Organismus.

Vom kausalen Standpunkte aus stellt die Pflanzenkost eine durchaus andere Reizgruppe vor als die Fleischkost, indem sie durchaus verschiedenartige mechanische und chemische Beeinflussung der Darmoberfläche ausübt. Ich habe zuerst die mechanische Wirkungsweise analysiert.

---

22) Yung, E.: De l'influence du régime alimentaire sur la longueur de l'intestin etc. Compt. rend. Ac. 1904, Congr. internat. de zoolog. Revue 1904.

Um den gegebenen Körper ausreichend zu ernähren, muss die Pflanzennahrung in weit größerer Menge in der Zeiteinheit aufgenommen werden, als die Fleischnahrung; durch die weit voluminösere Pflanzennahrung entsteht ein größerer Seitendruck auf die Darmwände. Dann stellt die grüne Pflanzenkost, nachdem sie durch die Hornzähnchen der Tiere zu kleinen Bröckeln bearbeitet wurde, einen starken Reibungsreiz dar. Demgemäß wurden Versuchsanordnungen in zweierlei Richtung angestellt: es wurden die Froschlarven mit Froschfleischfasern, welche aber auf ein vielfaches Volumen von chemisch reinen, unverdaulichen Zellulosefasern verteilt waren, ernährt, wovon sie große Mengen aufzunehmen genötigt waren, um die erforderliche Dosis der nährenden Froschfleischfasern, welche durch die Masse der Zellulose gleichsam verdünnt waren, zu erhalten. Andere Tierabteilungen wurden mit Froschfleisch ernährt, welches aber mit etwa zwei- oder dreifachem Volumen von Glaspulver gründlich zerrieben wurde. Die Nahrungsstoffe waren in diesen beiden Versuchsreihen die gleichen wie bei den Kontrolltieren (welche fein zerriebenes reines Froschfleisch erhielten), doch in der ersten Versuchsanordnung wurde durch die Menge der Zellulose eine mächtige Druckwirkung, in der zweiten durch das Glaspulver hauptsächlich nur eine starke Reibungswirkung auf die Darmfläche ausgeübt. Die Verlängerung der Darmlänge, welche durch diese monatlange Fütterung entstand, betrug bei den Zellulosetieren 5%, bei den Glaspulvertieren 3—11% (aber bei der Pflanzenkost über 43%). Demnach besteht der Mechanismus der Darmverlängerung bei der Pflanzenkost kaum in den Druck- und Reibungsreizen derselben.

Vielmehr müssen wir bei der Pflanzennahrung ihre chemische Wirkungsweise in Betracht ziehen. Davon zeugen schon die Versuche, wo das Froschfleisch mit ganz kleinen Keratinmengen zerrieben wurde; es ist bekannt, dass die Hornspäne mächtige peristaltikfördernde Einwirkung auf die Darmwände der Säugetiere ausüben, chemisch aber ist Keratin sehr stabil, so dass es durch die Verdauungssäfte der Wirbeltiere unberührt bleiben soll: durch geringe Keratinzugabe zum Froschfleisch wollte ich also ursprünglich nur die mechanische Reibungswirkung erzielen. Doch diese kleine Keratinzugabe führte zu einer auffälligen Darmverlängerung um 14—36% (gegenüber den mit reinem Fleisch ernährten Tieren). Da uns aber die früheren Versuche (mit Zellulose und Glaspulver) über unbedeutende diesbezügliche Wirkung der mechanischen Reize belehrt haben, so können wir die darmverlängernde Einwirkung des Keratins nur als irgendwie chemisch bedingt ansehen, wofür die weiteren Experimente zeugen, nebst anderen Beobachtungen an den Keratintieren.

Von den chemischen Bestandteilen der Fleischnahrung[23]) und der aus grünen Pflanzenteilen bestehenden vegetabilischen Kost, denen man eine gestaltende Wirkungsweise zuschreiben könnte, sind erstens Proteinstoffe zu nennen, welche quantitativ und qualitativ ganz verschieden in der beiderlei Nahrung enthalten sind (und vielleicht gewisse organische Stickstoffverbindungen in den Pflanzen, wie z. B. *Asparagin*, wogegen die Unterschiede der übrigen organischen Bestandteile in beiderlei Kost in den Hintergrund treten, da z. B. die Zellulose der Pflanzenteile unverdaulich ist, die Kohlehydrate und Fette aber in Fleisch und in den grünen Blättern nur in kleinen Mengen vorkommen); an zweiter Stelle kann man dann an die Unterschiede in dem Gehalte an anorganischen Salzen denken, besonders an den hohen Kalziumgehalt der grünen Pflanzenteile.

Durch hohe Zugabe von Kalziumsalzen (sowie anderen in grünen Pflanzenteilen vorkommenden Salzen) zur Fleischnahrung kann man wirklich eine Verlängerung der Darmröhre bis um 18% bewirken, ebenso kann man bei der Verabreichung von *Asparagin* eine merkliche Verlängerung des Darmkanals erzielen. Aber bei weitem ausgiebiger ist die darmverlängernde Einwirkung der Pflanzenproteine: durch reichliche Fütterung mit künstlich hergestellter Pflanzenproteinsubstanz kann man die Darmröhre bis um 26% verlängern. Die große Bedeutung der Proteine für die Ausgestaltung der Verdauungsröhre ist durch die weitere große Versuchsreihe dargetan worden, welche in Fütterung mit verschiedener Muskelsubstanz bestand: während die mit Wirbeltierfleisch — Frosch-, Fisch-, Pferdefleisch — ernährten Tiere fast genau gleich große Verdauungsröhren besaßen, kam bei Muschelfleischfütterung eine auffällige Verkürzung des Darmkanals um 11%, bei der Krebsfleischfütterung eine auffällige Verlängerung desselben um 14% (und bei Pflanzenproteinfütterung um 25%) zustande. Nun unterscheiden sich aber diese verschiedenen Muskeln voneinander hauptsächlich durch ihre Proteine, wie wenigstens durch die neueren Forschungen über die Antikörperbildung nach der parenteralen Einführung von Muskelserum verschiedener Tiere bewiesen wurde.

Es ist bemerkenswert, dass die sonst chemisch inaktiven Proteinstoffe eine so hochgradige Einwirkung auf das Wachstum der Verdauungsröhre besitzen. Aus den neueren Versuchen über die Beziehung der Verdauungssäftesekretion zur Nahrung wissen wir, dass die pflanzliche und die tierische Nahrung sowohl die Quantität als auch die Qualität dieser Sekretion

23) Babák, E.: Experiment. Untersuch. üb. d. Einfluss d. Nahrung auf die Länge des Darmkanals. Centralbl. f. Physiol. XVIII, 1905. — Über die morphogenetische Reaktion des Darmkanals auf Muskelproteine verschiedener Tierklassen. Hofm. Beitr. z. chem. Physiol. VII, 1905, S. 323.

bestimmen, so dass durch die Fleisch- und Pflanzenkost verschiedene sekretorische Tätigkeit des Darm- und Darmdrüsenepithels hervorgerufen wird (Pawlow). Die bei der Verdauung der verschiedenen Proteine entstehenden Spaltungsprodukte werden sich voneinander unterscheiden (wie es auch durch künstliche chemische Spaltung sichergestellt wird) und demgemäß wird auch ihre Einwirkung auf die Epithelwand verschieden sein; ebenfalls ihre Absorption wird verschiedenartige Ansprüche an die Darmwand machen, und endlich wird auch die synthetische Tätigkeit der Darmwand, die Assimilation, durch welche aus den Spaltungsprodukten der fremden Proteinstoffe arteigene Blutproteine des sich ernährenden Tieres aufgebaut werden, verschiedenartig ablaufen. Praktisch sprechen wir von der verschiedenartigen „Verdaulichkeit" und „Ausnutzbarkeit" der Nahrung, und aus den Versuchen an Säugetieren und Menschen ist es bekannt, dass die Pflanzennahrung hier weit hinter der Fleischnahrung steht, sowie dass die pflanzlichen Proteine hinter den tierischen stehen.

Durch die Fleisch- und Pflanzenkost werden also nicht nur ganz verschiedene chemische Reizgruppen in die Verdauungsröhre aufgenommen, sondern es werden auch die Hauptfunktionen derselben — Sekretion, Absorption, Assimilation — ganz verschieden in Anspruch genommen, wodurch auch die Wachstums- und Gestaltungsprozesse derselben ungleich beeinflusst werden.

Als das Ergebnis dieser komplizierten kausalen Vorgänge erscheint dann, dass sich die Oberfläche der Verdauungsröhre der Bearbeitung verschiedener Nahrung anpasst; bei der Pflanzennahrung entwickelt der Organismus eine verhältnismäßig größere Darmoberfläche, weil er sie zur Bewältigung dieser unausgiebigen, schwer verdaulichen und schlecht ausnutzbaren Kost braucht: die Darmröhre wird unter gleichzeitiger Verengerung stark verlängert, wodurch ihre Fläche absolut (und relativ zu den mit Fleisch gefütterten Tieren) anwächst; werden die Bedürfnisse der Ernährung reichlich und leicht gedeckt, wie es in unseren Versuchen besonders bei dem Muschelfleische der Fall ist, so genügt dem Organismus eine ganz kleine Darmoberfläche, es entwickelt sich ein kurzer und relativ breiter Darmkanal. Durch Ausmessungen der Verdauungsröhre kann man folgende Zahlen erhalten: nimmt man die mit Froschfleisch ernährten Tiere als Ausgangspunkt, wo auf 100 Einheiten des Darminhaltes 447 Oberflächeneinheiten kommen, so beträgt dieser Koeffizient bei den pflanzenfressenden Larven 543 (oder der auf 1 mm der Darmlänge auffallende Inhalt wird von 0,61 mm^3 auf 0,41 mm^3, d. h. um 32 % verkleinert). Demgegenüber wird bei der Muschelfleischfütterung die Darmoberfläche merklich verkleinert, woraus man schließen darf, dass die

Proteine der Muscheln relativ leicht verdaulich und gut ausnutzbar sind. —

Bei der Besprechung dieser und anderer Ergebnisse meiner Versuchsanordnungen habe ich (1906) bezüglich der Darmoberflächenadaptation der Säugetiere die Möglichkeit hervorgehoben, dass hier, wo schon normalerweise die Darmoberfläche durch Darmzotten bedeutend vergrößert ist, bei Einwirkung der Nahrung vorzugsweise die Zottenbildung beeinflusst wird, wogegen die Darmröhre in toto keine auffälligen Differenzen in der Längsentwickelung aufzuweisen braucht. Neuerdings ist eine experimentelle Untersuchung von Revilliod[24]) über den Einfluss der Nahrung auf das Wachstum und die Struktur der Verdauungsröhre der Ratten erschienen, welche beiderlei Einwirkungen sicherstellt, sowohl auf die totale Längsentwickelung als auch auf die Zottenbildung. Aber die eingehende Betrachtung dieser an omnivoren Säugetieren gewonnenen Ergebnisse sind bei weitem nicht so klar wie die meinigen an Froschlarven, ohne Zweifel wegen der weit komplizierteren Bedingungen. Die Milchernährung ist mit sichtlicher Reduktion des Dünn- sowie Dickdarms verbunden, was in Übereinstimmung ist mit der leichten Verdaulichkeit und großer Ausgiebigkeit dieser Nahrung; doch die fleischfressenden Tiere haben ganz auffällig lange Verdauungsröhren (eigentlich hauptsächlich den Dünndarm, während der Dickdarm reduziert war) entwickelt, was Revilliod darauf zurückführt, dass einerseits das Pferdefleisch in solchen Mengen aufgenommen wurde, dass es im Durchschnitte eine tägliche Verarbeitung von 5 g Proteinstoffe gegenüber 2 g bei der Pflanzenkost erforderte, andererseits dass das Pferdefleisch vielleicht spezifisch einwirkt (indem es schwer verdauliche Proteine enthält, ähnlich wie es aus meinen Versuchen an Kaulquappen bei den Krebsproteinen der Fall sein wird im Gegensatze zu den Muschelproteinen, und nebstdem oft toxisch ist, wie Pflüger u. a. angeben). Wirklich haben auch die reines Pferdefleisch fressenden Ratten eine Reihe von Störungen des Allgemeinbefindens gezeigt. Demgegenüber gediehen die Vegetarianer sehr gut; die Verlängerung des Darmkanals war bei ihnen, was den Dünndarm betrifft, kleiner als bei den Fleischfressern, aber auffällig in der Dickdarmabteilung.

Die Darmzotten der mit Milch ernährten Tiere sind denjenigen der Neugeborenen und der säugenden Jungen ähnlich, bei den pflanzenfressenden werden sie oft in mancher Richtung hin verschiedenartig ausgebildet, aber hauptsächlich bei den fleischfressenden sowohl in ihrer Form als auch in ihrer Dichtigkeit und Lokalisation auffallend beeinflusst. Genauere Angaben über die relative

24) Revilliod, P.: Influence du régime alimentaire sur la croissance et la structure du tube digestif. Revue suisse de zool. T. 16, 1908, S. 241.

Darmoberflächenentwickelung kommen in der Revilliod'schen Arbeit nicht vor. Aber ohne Zweifel ist damit ein weiterer wichtiger Schritt zur Bearbeitung des Problems der Anpassungsfähigkeit des Verdauungskanals gemacht worden. —

Ein ganz anderer Weg als der durch die bisher geschilderten experimentellen Untersuchungen befolgte ist aber noch offen: man hat die verschiedenen Nahrungsstoffe in verschiedener Konzentration auf die angeborene Verdauungsröhre wirken lassen, wodurch einerseits durch direkte oder indirekte Reizwirkung des Darminhaltes dieselbe beeinflusst wurde, anderseits aber die Bedürfnisse des Körpers entweder leicht, ohne anstrengende Verdauungsarbeit, oder erst bei intensiver Verdauungstätigkeit (d. h. Sekretion, Absorption und Assimilation) gedeckt wurden. Nun könnte man eben von dem Nahrungsbedürfnisse des gegebenen Organismus ausgehen, so, dass man die Darmoberfläche durch ausgiebigere Darmresektion verkleinern könnte: es müsste nun durch die übriggebliebene Verdauungsoberfläche der ungeschmälerte, bedeutende Nahrungsbedarf des Organismus gedeckt werden, was zu ihrer erhöhten Verdauungstätigkeit führen und geeignete morphogenetische Vorgänge (Darmzottenentwickelung, Regeneration u. s. w.) bedingen würde; diese Untersuchungen würden einen hohen praktischen Wert besitzen, da die Darmresektionen unter ganz übliche chirurgische Eingriffe gehören. Bei den poikilothermen Tieren könnte man aber auch bei gleichbleibender Nahrungsweise und ohne Operationseingriffe das Nahrungsbedürfnis durch hohe Temperaturen verstärken, durch niedrige herabsetzen, bei den homoiothermen Vögeln und Säugetieren durch niedrige Temperaturen in die Höhe treiben, woraus sich ohne Zweifel nach gewisser Zeit merkliche allgemeine und spezielle Anpassungen der Verdauungsröhre erzielen ließen. Einige von diesbezüglichen Versuchsanordnungen habe ich schon unternommen, ohne bisher über ihre Ergebnisse berichten zu können. —

Durch die unzweideutigen Resultate der Forschungen über die Anpassungsfähigkeit der verdauenden Oberfläche aufgemuntert, habe ich mich den atmenden Oberflächen zugewendet[25]).

Als geeignetes Objekt habe ich mir wiederum die Larven von Amphibien erwählt, als ungemein plastische Organismen. Durch die Herabsetzung des partialen Sauerstoffdruckes auf das zum Leben nötige Minimum lässt sich die sauerstoffabsorbierende Tätigkeit der Atmungsorgane — der äußeren und inneren Kiemen und der Lungen — hochgradig steigern; durch geeignete Vorrichtungen wurde Tag und Nacht dafür gesorgt, dass sich die Tiere immer die unbedingt notwendige Menge des Sauerstoffs, wenn auch erst durch angestrengte

25) Babák, E.: Über die funktionelle Anpassung der äußeren Kiemen beim Sauerstoffmangel. Centralbl. f. Physiol. XXI, 1907.

Tätigkeit, versorgen konnten, während die Kohlensäure fortwährend aus dem äußeren Medium entfernt wurde. Das erste auffällige Ergebnis wurde bei den sonst vergänglichen äußeren Kiemen der Anurenlarven erzielt, nachher bei den äußeren Kiemen der Salamandriden; die Versuche an „inneren" Kiemen der Anurenlarven sowie an Lungen sind noch im Gange.

Von den äußeren Kiemen der Froschlarven habe ich schon oben einiges angeführt, was ihre Beziehung zum relativen Sauerstoffbedürfnis der verschiedenen Arten betrifft. Diese vergänglichen Atmungsorgane werden besonders bei den Kaulquappen von *Rana fusca* mächtig entwickelt, doch sie werden während der zweiten Woche rückgebildet, indem die Gaswechselfunktion dann weit ausgiebiger durch die an Kiemenbogen ventral sprossenden Kiemenplättchen verrichtet wird. Es ist uns gelungen, einerseits das Wachstum dieser äußeren Kiemen im niedrigen Sauerstoffpartialdruck zu beschleunigen, andererseits aber ihr Verschwinden um einige Tage aufzuhalten; dagegen in reiner Sauerstoffatmosphäre wird ihre Entwickelung verspätet, ja es kommt überhaupt keine solche Ausbildung derselben zustande, wie in den gewöhnlichen Verhältnissen (z. B. in der Natur), und bald werden diese verkümmerten „Sauerstoffkiemen" rückgebildet. Wenn man die äußeren Kiemen wegschneidet, regenerieren sie üppig im Sauerstoffmangel, während im durchgelüfteten Wasser nur geringe Regenerationserscheinungen vorkommen (es ist ausdrücklich zu betonen, dass der Sauerstoffmangel ganz spezifisch fördernd nur auf die Regeneration der Kiemen, also der atmenden Organe, einwirkt, denn die Kontrollversuche über die Sauerstoffbedingungen der Regeneration des Schwanzflosssaumes oder des Schwanzes der Froschlarven haben nichts ähnliches ergeben). Bei denjenigen Froscharten, welche in den natürlichen Verhältnissen kaum merkliche äußere Kiemen entwickeln (z. B. *Rana arvalis*, *Rana esculenta*, *Bufo* u. a.), konnte durch Sauerstoffmangel ganz auffälliges Wachstum derselben erzielt werden. Bei genauen Nachforschungen ließ sich zeigen, dass nicht nur die Länge der Kiemenfäden, sondern auch ihre Anzahl und Form sowie innere Struktur bedeutend durch den Sauerstoffgehalt des äußeren Mediums geändert werden.

Bei den Salamandralarven, welche monatelang im großen Sauerstoffmangel einerseits, in reiner Sauerstoffatmosphäre andererseits gezüchtet wurden, werden die äußeren Kiemen allmählich sehr verschieden ausgebildet. Die Sauerstofflarven besitzen nur ganz kurze, wie verstümmelt aussehende Anfangsteile der Kiemen mit ganz kleinen, wenigen, runden, borstenartigen Kiemenfäden; die Sauerstoffmangellarven entwickeln mehrfach längere Kiemen, mit vielen, langen, abgeplatteten, haarförmigen Kiemenfäden. Die innere Struktur dieser Respirationsorgane ist merkwürdig abweichend von denjenigen

aus Sauerstoffmedium. Das Epithel ist nur durch eine einzige Lage ganz flacher Zellen gebildet, während es im Sauerstoffüberschuss aus zwei Schichten dicker Zellen besteht; die Kapillaren sind in den Sauerstoffmangelkiemen weit zahlreicher und auch weiter, was von schneller Durchblutung zeugt, und sie liegen gewöhnlich so oberflächlich, dass man sie in das umgebende Wasser ganz nackt hinauszuragen glaubt, so dünn sind die schüppchenartigen Epithelienzellen (dieses Bild erinnert uns lebendig an die Epithelialwand der Lungenalveolen beim Menschen; andererseits kann man an die neuerdings von Calugareanu beschriebene morphologische Adaptation der Darmwand von *Misgurnus fossilis* — s. oben — denken, wo die respiratorisch funktionierenden Kapillaren sich zwischen den Epithelzellen fast auf die Darmoberfläche hervordrängen); ich möchte auf Grund dieser Strukturverhältnisse die Kapillarendothelien als eigentliche „atmende", d. h. Sauerstoff ins Blut und Kohlensäure in das äußere Medium sezernierende Elemente ansprechen. Im Vergleiche zu dieser großartigen Oberflächenentwickelung, welche durch die eigentlich mit mehr Recht als Kiemenplättchen zu bezeichnenden Kiemenfäden und ihr Gefäßsystem zustande kommt, sehen die borstenartigen Kiemen der Sauerstofflarven als überhaupt keine respiratorischen Organe aus, in Anbetracht ihrer kompakten, wenig durchbluteten, mit dicken Epithelschichten versehenen Struktur. Außer den angeführten Unterschieden bestehen aber noch auffallende zytologische Verschiedenheiten, was die Beschaffenheit der Kerne, ihre Färbbarkeit u. s. w. betrifft.

Damit sind wir zur Frage über die experimentelle Beeinflussbarkeit der inneren Oberflächen des Organismus übergegangen, und gleichzeitig haben wir in den eben geschilderten Verhältnissen einen unzweideutigen positiven Beweis davon erbracht.

Der Organismus entwickelt sich je nach den Bedürfnissen seine Gefäße: in den als intensiv tätige Atmungsorgane im Sauerstoffmangel sich gestaltenden äußeren Kiemen stellen vielleicht die Gefäße nebst den Epithelien Organe dar, welche sich im Dienste des ganzen Körpers aktiv entwickeln bis zu dem Maße, dass sie den Gaswechsel genügend versorgen.

Die auffälligen Unterschiede in der Färbbarkeit und den osmotischen Eigenschaften der Erythrocytenkerne der im Sauerstoffüberschuss und Sauerstoffmangel gezüchteten Salamanderlarven weisen ebenfalls auf die Möglichkeit der strukturellen Beeinflussung dieser Elemente. Die bisherigen Versuche, welche wir behufs experimenteller Beherrschung der Erythrocytengröße unternommen haben, sind noch nicht geeignet, um etwas Sicheres darüber auszusagen; die Durchmusterung der bisherigen Untersuchungen über den Einfluss des Höhenklimas auf die Erythrocyten

führt ebenfalls zu keinen unzweideutigen Ergebnissen, indem hier und da von Mikrocytose gesprochen wird, sonst aber selbst die Erythrocytenvermehrung u. s. w. angezweifelt werden. —

Durch diese gedrängt abgefasste Übersicht einer Fülle von vergleichend morphologischen und physiologischen Tatsachen sowie der Anfänge einer experimentellen Untersuchung der Entwickelungsbedingungen der äußeren und inneren Oberflächen des Organismus ist wohl über jeden Zweifel dargetan, dass in dieser Hinsicht ein hochgradiges Anpassungsvermögen des Organismus an die jeweiligen Bedürfnisse besteht im Sinne der Autoteleologie (Pauly) der lebenden Wesen, sowie dass durch diese Fähigkeit die Entstehung der im ganzen konstanten Eigenschaften der heutigen Tiere, welche ihr Angepasstsein zu den gegebenen Lebensbedingungen kundgeben, sich dem Verständnis nahe bringen lässt.

Physiologische Untersuchungen über Paramaecium caudatum.

Von A. Khainsky[1]).

Die physiologischen Prozesse, die in ihrem Wesen physikalisch-chemische Wechselwirkungen der Zellenstoffe sind, werden von entsprechenden morphologischen Veränderungen im Bau der einzelnen Teile des Zellkörpers begleitet. Alle Eigentümlichkeiten einer solchen Metamorphose sind durch diejenigen Veränderungen bedingt, welchen die Struktur des Zellprotoplasmas unterworfen ist. Von diesem physikalisch-chemischen Standpunkt aus ist die Struktur des Protoplasmas als polymorph und inkonstant zu bezeichnen. Der ganze Entwickelungsgang und Charakter der in der Struktur des Protoplasmas sich vollziehenden Veränderungen ist unmittelbar von der Richtung abhängig, in der sich die physiologischen Prozesse der Zelle bewegen. Die Struktur des Zellplasma (y) kann ausgedrückt werden als Funktion seiner physiologischen Tätigkeit (x), d. h.:

$$y = f(x) \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (1.)$$

In dieser Gleichung (1) bedeutet x die ganze Summe der physikalisch-chemischen, resp. physiologischen Prozesse der Zelle, die durch äußere Existenzbedingungen normiert werden. Die Nahrung in quantitativer und qualitativer Hinsicht (a, d), die Temperatur (t^0), der Gaswechsel (o), das Licht (l), die Bewegung (v), der Druck (p) und andere physikalisch-chemische Faktoren bestimmen den Verlauf der physiologischen Prozesse der Zelle und beeinflussen die Struktur

---

1) Arbeiten aus dem zootomischen Laboratorium der Universität zu Warschau, unter der Redaktion von Prof. P. Mitrofanow. Bd. XXXV, 101 S. mit 111 Abb. 1906.

ihrer Bestandteile. In der Gleichung (1) lässt sich somit das x durch eine ganze Reihe seiner Bestandteile ausdrücken:

$$y = f(a, d, t^0, o, l, v, p \ldots\ldots) \quad \ldots\ldots \quad (2.)$$

Die funktionelle Abhängigkeit der morphologischen Veränderungen von der physiologischen Tätigkeit der Zelle eröffnet die Möglichkeit der Erforschung des Einflusses eines jeden Gliedes der Gleichung (2) auf die Struktur des Zellkörpers, in diesem Fall wird sich die Struktur der Zelle ändern, als die Funktion der einen unabhängigen Variablen.

Vorliegende Untersuchungen sind der Frage über das Hungern der Paramaecien und über die Wirkung des reinen Sauerstoffs auf die Infusorien gewidmet. Zum Schluss werden auch Beobachtungen über den Mechanismus der Teilung bei den Paramaecien mitgeteilt. Die bei den Untersuchungen angewandte Methode kann als physiologisch-histologische bezeichnet werden. Physiologische Beobachtungen der lebendigen Organismen unter Zuhilfenahme vitaler Färbung wurden durch histologische Untersuchungen an fixierten Präparaten ergänzt.

Ehe mit den Experimenten über das Hungern der Paramaecien begonnen wurde, wurde zunächst mittelst vitaler Färbung mit Methylenblau und Neutralrot die Evolution der Nahrungsvakuolen, ihre Struktur und ihr physiologischer Zustand festgestellt. Der ganze Entwickelungsprozess der Nahrungsvakuole zerfällt in zwei Perioden. Die Vakuolen der ersten Periode erleiden vom Augenblick ihrer Bildung an folgende Veränderungen: die an Umfang großen und fast ungefärbten Nahrungsvakuolen nehmen allmählich an Größe ab, ihre vitale Färbung mit Neutralrot gewinnt an Intensität, ihr Inhalt weist eine kompakte Struktur auf. Bei der Färbung mit Neutralrot wird die Farbe nach und nach zu karmoisinrot (himbeerrot), was auf das Vorhandensein einer sauren Reaktion in den Nahrungsvakuolen der ersten Periode hinweist. Beim Weiterschreiten der physiologischen Prozesse gewinnen die Nahrungsvakuolen wiederum an Umfang, ihr Inhalt zerfällt in kleine runde Körnchen resp. Tröpfchen, die karmoisinrot (himbeerrot) gefärbt sind. Die Färbung der gesamten Nahrungsvakuole bleibt zunächst schwach karmoisinrot, verschwindet aber später vollständig. Die Körnchen der Nahrungsvakuole der zweiten Periode sind den endoplasmatischen Körnchen vollkommen analog.

Zwischen der Zahl der Nahrungsvakuolen und der Menge der endoplasmatischen Körnchen war ein bestimmtes umgekehrtes Verhältnis zu konstatieren. Mit dem Rückgang der Zahl der Nahrungsvakuolen vermehrten sich die endoplasmatischen Körnchen. Es können einige Typen von Paramaecien nachgewiesen werden, bei denen das Verhältnis zwischen Körnchen und Nahrungsvakuolen verschieden ist. Bei den Paramaecien, die eine Menge der Nahrungs-

vakuolen der ersten Periode aufweisen, sind fast keine endoplasmatischen Körnchen zu beobachten (1). Mit dem Übergang aber zu Nahrungsvakuolen der zweiten Periode beginnen die endoplasmatischen Körnchen sich zu vermehren (2). Es wurden einzelne Individuen beobachtet, deren Körper von Körnchen ganz angefüllt war und die fast keine Nahrungsvakuole aufwiesen (3).

Dieser Prozess der Entwickelung der Nahrungsvakuolen und ihres Verhältnisses zu den endoplasmatischen Körnchenbildungen verläuft äußerst anschaulich beim Hungern der Paramaecien, wenn die Nahrungsvakuolen der ersten Periode allmählich in solche der zweiten übergehen und sich keine neuen Nahrungsvakuolen bilden. Sodann verschwinden die Nahrungsvakuolen und es bilden sich

Fig. 1—3

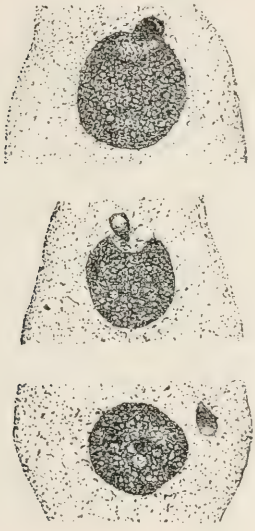
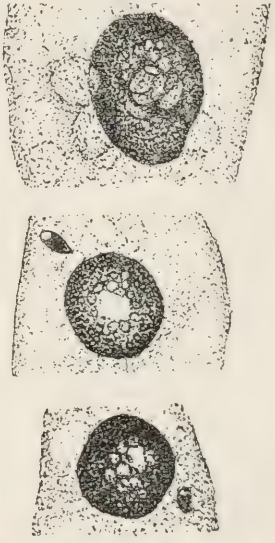


Fig. 5—7.



endoplasmatische Körnchen, die mit dem Fortschreiten des Hungerns schließlich ebenfalls verschwinden.

Von anderen physiologischen Merkmalen des Hungerns ist die anfängliche Volumverringerung der Paramaecien hervorzuheben, die durch die Abwesenheit von Nahrungsvakuolen u. a. erklärlich ist. Im weiteren Entwickelungsverlauf des Hungerns aber findet eine Vakuolisation des Protoplasmas, eine große Zunahme des Körpervolums und ein Aufquellen des Kernes statt. Der allgemeine Verlauf der beim Hungern stattfindenden Prozesse hängt von der Genauigkeit der Experimente und dem dem Hungern vorausgegangenen Zustand der einzelnen Individuen ab.

Nach den morphologischen Eigentümlichkeiten der Veränderungen zerfällt das Hungern in zwei Perioden. Das Hauptmerkmal

dieser Perioden ist der Zustand des Kernes. Im Gegensatz zur länglichen und äußerst unregelmäßigen Form in den gewöhnlichen Verhältnissen, nimmt der Makronukleus beim Beginn des Hungerns eine merkwürdig regelmäßige sphäroidale Form und eine feine vakuolare Struktur an (Fig. 1, 2 u. 3). Der Mikronukleus liegt von ihm entfernt und die Vertiefung, in der er gewöhnlich seine Lage hat, wird verwischt (Fig. 5, 6, 7). Vom Standpunkt der funktionellen Abhängigkeit aus ist die sphäroidale Gestalt des Makronukleus unzweifelhaft das Anzeichen eines bestimmten physiologischen Zustandes, da beim Hungern die physiologischen Veränderungen nur von den ersten zwei Gliedern unserer Gleichung (2) abhängig sind:

$$x = f(a, d), \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (3.)$$

d. h. von den allgemeinen Assimilations- (a) und Dissimilationsprozessen (d).

Die Assimilationsprozesse werden an einen bestimmten Zeitpunkt des Hungerns ganz aufhören ($a = 0$) und die an ihnen teilnehmenden Organe kommen in einen physiologischen Ruhezustand. Der sphäroidale Kern ist in dieser Beziehung ein Anzeichen dieses physiologischen Ruhezustandes. Die Richtigkeit dieser Auffassung wird auch durch mathematische Erwägungen unterstützt. Wenn wir annehmen, dass am ersten Tage des Hungerns aus der Gesamtzahl x der Paramaecien eine bestimmte Anzahl y von Individuen zu hungern angefangen haben, so ist die Wahrscheinlichkeit, dass ein hungerndes Individuum zum Präparat entnommen wird, gleich y/x. Nehmen wir ferner an, dass a Paramaecien mit rundem Kern und b Paramaecien mit dem gewöhnlichen Kern zum Präparieren gelangt sind, so ist ihr Verhältnis gleich

$$a/b = 1/c \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (4.)$$

Für das nächste Präparat bleiben sodann nur noch $x - a - b = x_1$ Paramaecien übrig, von denen — sagen wir — y, hungern. Da das Hungern jetzt längere Zeit stattgefunden hat: $y_1 > y$ und da $x > x_1$, so ist die Möglichkeit, dass ein hungerndes Individuum zum zweiten Präparat entnommen wird, jetzt größer: $y_1/x_1 > y/x$.

Auf Grund dieser Ungleichheit bei den Brüchen müssen in das zweite Präparat mehr hungernde Individuen gelangen, als zum ersten. Wenn der runde Kern ein Zeichen des Hungerns ist und vom Aufhören der Assimilationsprozesse zeugt, so muss auf dem zweiten Präparat die Anzahl der rundkernigen Paramaecien größer sein als auf dem ersten. Nehmen wir an, dass es auf dem zweiten Präparat a_1 rundkernigen Paramaecien und b_1 aller übrigen Arten gibt, so ist

$$a_1/b_1 = 1/c_1 \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (5.)$$

und

$$a/b < a_1/b_1, \; 1/c < 1/c_1 \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (6.)$$

Auf diese Weise müssen wir, kraft immer wachsender Wahrscheinlichkeit

$$y/x < y_1/x_1 < y_2/x_2 < \ldots\ldots y_n/x_n \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (7.)$$

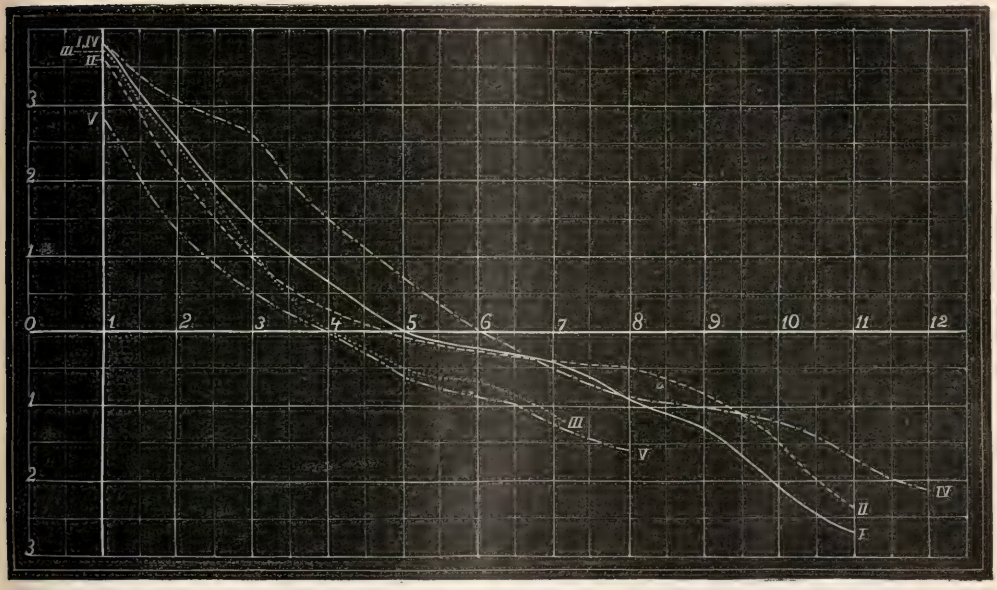
eine Reihe stets ansteigender Brüche, als Quotient des Verhältnisses

$$1/c < 1/c_1 < 1/c_2 \ldots\ldots 1/c_n \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (8.)$$

erhalten.

Diese theoretischen Erwägungen sind durch die unmittelbaren Zählungen der Paramaecien in den Präparaten voll bestätigt worden. Vom ersten Tag an ist die Zahl der rundkernigen Paramaecien ständig gestiegen, der Quotient des Verhältnisses (8) ebenfalls bis zu einem bestimmten Zeitpunkt; sodann begann die Zahl der Paramaecien mit sphäroidalen Kernen sich zu verringern, bis diese end-

Fig. 4.



lich ganz verschwanden. Der ganze Prozess hat seinen Ausdruck in Kurven gefunden, in denen die Zahl der mit sphäroidalen Kernen ausgestatteten Paramaecien sich als Funktion der Zeit veränderte. Die Kurven sind für das umgekehrte Verhältnis

$$b/a = c \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (9.)$$

konstruiert (Fig. 4). Im idealen Fall müssen alle Individuen zu einem bestimmten Zeitpunkt einen sphäroidalen Kern haben und in der Gleichung (9) ist dann $c = 0$, weil $b = 0$ (9). In Wirklichkeit aber werden wir für das Minimum der Funktion stets eine ganze Zahl erhalten, die den Koeffizient K des Hungerns darstellt. Das Minimum der Funktion entspricht jenem Zeitpunkt bei den hungernden Paramaecien, wo die Assimilationsprozesse aufgehört

haben und die Funktion sich nunmehr in Abhängigkeit von den Dissimilationsprozessen verändert

$$y = f(d) \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (10.)$$

Nach Erreichung ihres Minimums beginnt die Funktion wiederum zu wachsen, aber wird dabei negativ, da die Zahl der mit sphäroidalem Kern Paramaecien sich jetzt verringert, also ein umgekehrter Prozess vor sich geht. Der ganze Prozess drückt sich in Kurven aus, die die Abszisse schneiden und sich jenseits derselben fortsetzen (Fig. 4).

Fig. 8—10.

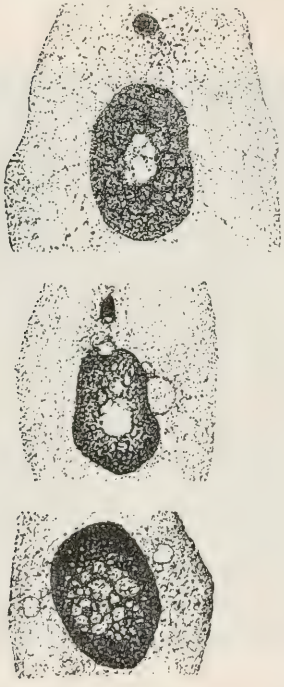


Fig. 11.

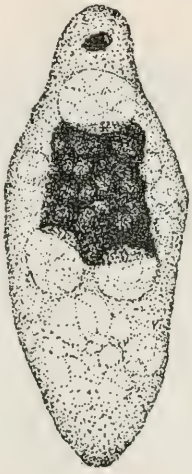


Fig. 12.

Das Minimum der Funktion ist auch das Moment, welches das Hungern in zwei Perioden scheidet. In der Physiologie des Einzelindividuums schließt der sphäroidale Zustand des Kernes die erste Hungerperiode ab. In dieser Periode wird das Protoplasma hell und klar, es werden keine Nahrungsvakuolen und keine endoplasmatischen Körnchen wahrgenommen. Die Art und Weise des Auftretens und Verschwindens dieser Körnchen zeigt, dass sie die ersten Produkte der Assimilation sind. In der Struktur des Ektoplasmas und seiner Bestandteile werden während der ersten Periode keine Veränderungen beobachtet.

Der Mikronukleus wird bei der Bildung des sphäroidalen Kernes passiv aus seiner Vertiefung herausgestoßen und erleidet keine sichtbaren Strukturveränderungen (Fig. 1, 2, 3).

Die Veränderungen in der zweiten Hungerperiode sind von denen der ersten wesentlich verschieden. Wenn in der ersten

Periode das Hungern keinerlei pathologische Veränderungen in der Struktur des Zellkörpers zur Folge gehabt hatte, so wird die weitere Wirkung des Hungerns von solchen morphologischen Erscheinungen begleitet, die von Grund aus das gegenseitige Verhältnis der einzelnen Teile des Körpers der Paramaecien stören. Die größten Umwandlungen erfahren der Kern und das Endoplasma. Äußerlich wird der Charakter dieser Veränderungen durch eine sehr komplizierte Umgruppierung der Elemente gekennzeichnet. Die ganze Summe der physikalisch-chemischen Veränderungen des Endoplasmas findet in einer stets fortschreitenden Vakuolisation ihren Ausdruck. Dieser Prozess ist mit einer zweifellosen Verringerung der Quantität des Endoplasmas verbunden und hängt vom Zerfall seiner Bestandteile ab. Der allgemeine Typus der Veränderungen des Makro-

Fig. 13. Fig. 14. Fig. 15.

nukleus wird durch die Entwickelung der Vakuolisation und durch eine Aufquellung charakterisiert. Im Fortgang dieses Prozesses geht das Chromatin zurück und verliert seine gewöhnliche körnige Struktur, es erleidet einen komplizierten chemischen Prozess des Zerfalls und des Übergangs in Stoffe des Kernsaftes. Durch das allmähliche Ansammeln dieses letzteren wird auch die fortschreitende Vakuolisation und das Aufquellen des Makronukleus erklärlich (Fig. 8, 9 u. 19). In ihrem äußeren Erscheinen ist dieses Aufquellen nach Größe und Grad sehr mannigfaltig und wird durch die vorhandenen mechanischen Voraussetzungen innerhalb der Zelle bestimmt (Fig. 8, 9, 10, 11, 12). In einem bestimmten Augenblick platzt der Makronukleus vollständig und verliert seine Individualität (Fig. 13, 14, 15, 20). Vom Kern bleiben nur kleine Teilchen oder feine Häutchen mit etwas Chromatin übrig, die im Laufe der Zeit ganz verschwinden:

die Paramaecien haben dann keine sichtbaren Anzeichen der Kernelemente mehr (Fig. 16, 17 u. 18).

Bei weit fortgeschrittenem Hungern ist auch in dem Ektoplasma die Bildung kleiner Vakuolen und ein Mangel an Trichozysten bemerkbar, die nach dem allmählichen Auswerfen nicht wieder erneuert worden (Fig. 19 u. 20). Der Mikronukleus aber erleidet während der ganzen Dauer des Hungerns keinerlei sichtbare Ver-

Fig. 16.

Fig. 17.

Fig. 18.

Fig. 19.

Fig. 20.

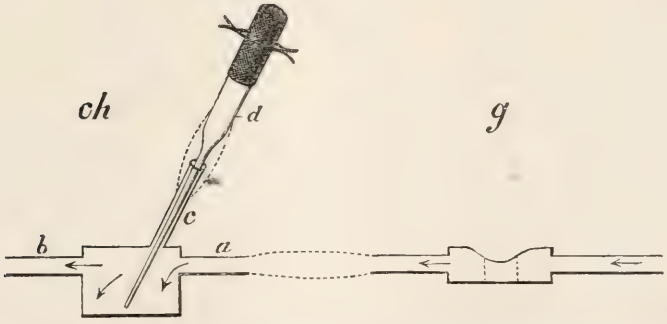
änderungen und ist stets vorhanden, selbst bei solchen Individuen, die keine Spur des Makronukleus mehr aufweisen.

Die Grundlage aller Strukturveränderungen des Zellkörpers der Paramaecien während der zweiten Hungerperiode bildet der chemische Zerfall der Stoffe, der die Quelle der kinetischen Energie bildet. Die Messungen der kinetischen Energie der hungernden Paramaecien, die mit Hilfe von isotonischen Lösungen vorgenommen wurden, zeigen, dass mit fortschreitendem Hungern und mit der Zerstörung der Zellenstoffe auch die lebendige Kraft der Paramaecien abnimmt. Die Frage, was für Stoffe — die des Endoplasmas oder

die des Kernes — die Hauptquelle der kinetischen Energie während des Hungerns bilden, wird mit Rücksicht auf die Leichtigkeit der Oxydation dieser Stoffe gelöst.

Um das Verhältnis der verschiedenen Stoffe des Zellkörpers zu den Oxydationsprozessen klarzulegen, wurden über die Wirkung des reinen Sauerstoffs Experimente gemacht. Zu diesem Zweck wurde ein Apparat hergestellt, der die Möglichkeit gewährte, gleichzeitig physiologische und histologische Beobachtungen zu machen. Für die ersteren wurde die Recklinghausen-Geissler'sche Kamera benutzt (g); sie war mit einer anderen nach meinen Anweisungen konstruierten Kamera (ch) verbunden; diese bestand aus einem zylindrischen Gefäß von 2—3 cm im Diameter und 2 cm in Höhe (Fig. 21). Von den Seitenflächen, unter der oberen Fläche, zweigen sich zwei horizontale Röhren ab — für Gaszufuhr und Gasabfuhr. Von der oberen Fläche geht an der Seite eine dritte

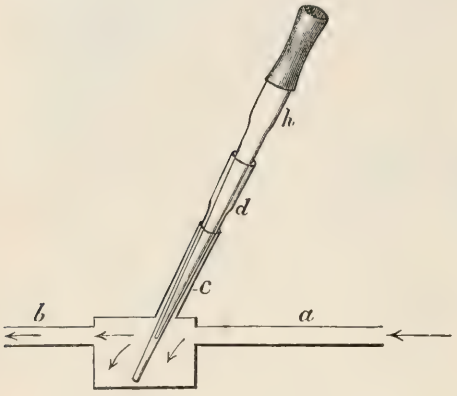
Fig. 21.



schiefe Röhre ab, durch die man in bestimmten Zwischenräumen eine Anzahl Paramaecien für histologische Präparate herausholen kann. Damit in die Kamera keine Luft gelangen könne, wurde in diese dritte Röhre eine mit langer Kapillare versehene und mit der Röhre durch einen Gummischlauch verbundene Pipette eingefügt (Fig. 21). Das Ende der Kapillare war in die Flüssigkeit versenkt, die in ihr über das allgemeine Niveau hinaufstieg und die Öffnung der Kapillare verschloss. Das obere Ende der Pipette wurde vom Gummischlauch verschlossen. Wenn man eine Anzahl Infusorien herausholen wollte, wurde das obere Ende der Pipette geöffnet und durch die Öffnung eine zweite Pipette soweit eingeschoben, dass ihre Wände sich mit denen der Kapillare eng berühren; dann stieg die Flüssigkeit mit den Infusorien in die zweite Pipette und sie wurde dann herausgenommen. Nachdem dies geschehen, trat das Wasser wieder in die Kapillare der ersten Pipette ein und verschloss ihre Öffnung (Fig. 22). Auf diese Weise konnte keine Luft in die Kamera gelangen und es blieb darin stets eine Atmosphäre reinen Sauerstoffs erhalten.

Die physiologische Wirkung des reinen Sauerstoffs äußert sich anfänglich in einer erhöhten Bewegung der Paramaecien in der radialen Richtung von der Oberfläche des Tropfens in der Recklinghausen-Geissler'schen Kamera bis zum Zentrum. Mit der gleichmäßigen Auflösung des Sauerstoffs nimmt die Bewegung einen normalen Charakter an und verlangsamt sich allmählich; hierauf bleiben die Paramaecien nach einiger Zeit stehen und sind von da an fast total unbeweglich; nur gegen Schluss des Experimentes bewegen sie sich langsam und träge, aber in einem bestimmten Augenblick bleiben sie rotierend in einem Platz stehen und platzen. Die ersten Anzeichen der Wirkung des Sauerstoffs werden am Endoplasma wahrgenommen, indem darin eine Vakuolisation beginnt. Die Vakuolen erreichen im Laufe der Zeit eine außerordentliche Größe, der Körper der Paramaecien schwillt infolge des inneren Druckes stark an. Bei der vitalen Färbung mit Neutralrot vollzieht sich der Umwandlungsprozess der Nahrungsvakuolen rasch; die kompakten Nahrungsvakuolen erster Periode vergrößern sich, der Inhalt zerfällt in Körnchen, dann verschwinden die Nahrungsvakuolen und die Körnchen gehen ins Endoplasma über. Möglich sind auch Fälle, wo die Nahrungsvakuolen nebst den in ihnen enthaltenen Exkretresten erhalten bleiben. Zu Beginn des Experimentes wird der rasche Verlauf der physiologischen Prozesse in den Nahrungsvakuolen ebenso rasch durch neugebildete Nahrungsvakuolen ersetzt, aber dies hört im Laufe der Zeit auf, die Nahrungsvakuolen verschwinden bald gänzlich, ebenso wie bald darauf die mit Neutralrot gefärbten endoplasmatischen Körnchen, und das ganze Paramaecium verliert seine Färbung. Das Zunehmen der Nahrungsvakuolen hört mit dem Beginn der Vakuolisation des Endoplasmas auf. Ähnliche Erscheinungen sind auch an anderen Infusorien beobachtet worden; von den Holotricha werden *Loxodes rostrum*, *Dileptus anser*, *Colpidium colpoda*, *Urocentrum*, *Paramaecium caudatum*, *Frontonia acuminata* untersucht; von den Heterotricha: *Spirostomum ambignum* und Stentoren. Bei allen verschwanden die Nahrungsvakuolen, worauf zunächst eine Vakuolisation des Endoplasmas eintrat und dann der Tod infolge Ruptur des Zellkörpers. Das Wesentliche war die ungleiche Geschwindigkeit, mit der sich

Fig. 22.



die Oxydationsprozesse entwickelten. In der Geschwindigkeit der Vakuolisation und des Sterbens wurde eine stetige strenge Gesetzmäßigkeit je nach der allgemeinen Größe und Oberfläche des Zellkörpers beobachtet: je größer seine Fläche und je geringer sein Volum, desto rascher entwickeln sich die Oxydationsprozesse (I) und die obengenannten Infusorien starben stets in einer bestimmten Reihenfolge aus (II).

Die Schnelligkeit der Oxydationsprozesse geht auch derjenigen der Auflösung des Sauerstoffs im Wasser proportional. Experimente mit einem bis zu zwei Atmosphären erhöhtem Druck haben gezeigt, dass die Schnelligkeit der Oxydationsprozesse mit dem Druck, resp. mit dem Anwachsen der Auflösungsfähigkeit des Sauerstoffs im Wasser, wächst (III).

Morphologische Veränderungen gehen entsprechend den physiologischen Beobachtungen hauptsächlich in dem Endoplasma vor sich, parallel mit der Entwickelung der Vakuolisation. Bei Individuen, die einer starken und dauernden Einwirkung des Sauerstoffs unterworfen waren, war auch das Ektoplasma vakuolisiert und verschwanden allmählich die Trichozysten. Der Makronukleus erhält mit dem Fortschreiten des Experimentes eine typisch sphäroidale Form und eine feine Vakuolisation, wie in der ersten Hungerperiode. Im Stadium des sphäroidalen Kernes ist das Endoplasma stets schon vakuolisiert. Physiologische Beobachtungen haben ergeben, dass während dieser Zeit sich keine neuen Nahrungsvakuolen bilden; somit befindet sich der Makronukleus im Stadium physiologischer Ruhe. Im weiteren Verlauf des Experimentes müsste der Makronukleus eigentlich einen komplizierten Prozess der Metamorphose durchmachen, aber das rasche Vorsichgehen der Oxydationsprozesse im Endoplasma, die ein rasches Absterben zur Folge haben, verhindert die Entwickelung dieser Metamorphose des Makronukleus. Im Verlauf des Experimentes mit Sauerstoff hatte der Makronukleus seinen einheitlichen individualisierten Zustand nie eingebüßt, obwohl einige Anfangsstufen der für die zweite Hungerperiode charakteristischen Veränderungen teilweise zu bemerken waren. Der Mikronukleus blieb völlig unverändert und war stets vom Makronukleus im Stadium des sphäroidalen Kernes abgetrennt.

Auf Grund der morphologischen Veränderungen muss geschlossen werden, dass die Stoffe des Endoplasmas und des Kernes ihrer chemischen Natur nach verschieden sind: die Stoffe des ersteren sind einer raschen und energischen Oxydation unterworfen, während die Stoffe des Kernes keine solche Reaktion aufweisen. Aus den Hungerexperimenten resultiert, dass die Stoffe des Endoplasmas, teilweise auch die des Ektoplasmas, dank ihrer leichten Oxydationsfähigkeit die Hauptquelle der kinetischen, lebendigen Energie der Paramaecien sind, während Tatsachen darauf hinweisen, dass der Chemismus der Kernstoffe mit den Assimilationsprozessen eng ver-

bunden ist; im besonderen kann man annehmen, dass der im Makronukleus produzierte Kernsaft für Verdauungsprozesse gebraucht wird, sich beim Hungern ansammelt und dadurch die komplizierte Metamorphose des Makronukleus bedingt.

In Verbindung mit den oben dargelegten Tatsachen können einige Eigentümlichkeiten im Teilungsmechanismus des Makronukleus bei den Paramaecien begriffen werden. Der physiologische Zustand derjenigen Individuen, die sich im Anfangsstadium der Teilung befinden, ist durch verstärkte Zunahme der Nahrungsvakuolen charakterisiert: der ganze Körper ist von ihnen erfüllt, besonders aber sein hinteres Ende, wo ein starker Vorsprung entsteht. In diesem Stadium befindet sich der Mikronukleus stets im Prozess der Teilung. Im weiteren Verlauf der Teilung kommen keine neuen Nahrungsvakuolen mehr hinzu, ebenso auch eine Zeitlang nach dem Ende der Teilung. Die energische physiologische Tätigkeit des Makronukleus im Anfangsstadium der Teilung hat einen großen Verbrauch an Stoffen des Kernsaftes und eine Zusammenschrumpfung des Kernes zur Folge.

In der zweiten Teilungsphase, wenn keine Nahrungsaufnahme mehr erfolgt, tritt eine Ansammlung des Kernsaftes ein; unter dem Druck dieses letzteren nimmt der Kern anfangs infolge mechanischer Gesetze die Form einer nach der großen Achse des Paramaeciums verlängerten Platte und sodann die eines zweizentrisch aufquellenden Körpers an; der Prozess der Aufquellung selbst führt aber zur vollen Teilung des Kernes. Diese mechanische Erklärung der Teilung des Makronukleus wird von den Fällen anormaler Teilung bestätigt, wo, sei es infolge der raschen Ansammlung des Kernsaftes oder der ungenügenden Verlängerung des Kernes, — der Aufquellungsprozess des Makronukleus sich monozentrisch vollzieht und nicht zu seiner Teilung führt: das eine der beiden durch Teilung entstandenen Individuen erhält in diesen Fällen überhaupt keinen Makronukleus.

Die Textfiguren 1, 2, 3 und 5—18 sind nach Totalpräparaten, Fig. 19 und 20 nach Schnitten von Paramaecien gezeichnet. Alle Abbildungen sind mittelst des Netzokular gemacht worden; Vergrößerung 1000mal.

Theorie der zwei Plasmaarten als Grundlage der Symbiogenesis, einer neuen Lehre von der Entstehung der Organismen.

Von **Prof. Dr. C. Mereschkowsky.**

Inhaltsverzeichnis. Vorwort. — I. Zwei Plasmaarten. — II. Die Atmung. — III. Die Beziehung zur Temperatur. — IV. Die Synthese der Eiweißstoffe. a) Bakterien. b) Pilze. c) Cyanophyceen. d) Chromatophoren. — V. Die Bewegung. — VI. Chemische Zusammensetzung. — VII. Beziehung zu Giften und die Widerstandsfähigkeit im allgemeinen. — VIII. Die übrigen Unterschiede. — IX. Schlussfolgerungen aus der Theorie der zwei Plasmaarten.

Vorwort.

Bevor ein Problem nicht erkannt ist, kann es auch nicht bearbeitet werden. J. Reinke.

Eine der allerinteressantesten und einnehmendsten Aufgaben, welche sich die biologische Wissenschaft stellen kann, ist die Frage nach der Entstehung der Organismen auf der Erde.

Um so verwunderlicher ist es, dass sich so wenige mit dieser Frage beschäftigen. Spezielle Arbeiten über dieses Thema aus letzter Zeit, abgesehen von einigen kleinen Bemerkungen, die nur geringe spezielle Fragen berühren, sind mir gar nicht bekannt.

Die früheren Versuche der Lösung dieser Aufgabe (Darwin, Häckel, Nägeli) konnten nicht erfolgreich sein, weil in jener Zeit noch nicht alle Tatsachen vorhanden waren, die zu einer erfolgreichen Lösung derselben nötig sind. Seit der Zeit haben sich aber so viele neue Fakta aus der Cytologie, aus der Biochemie, aus der Physiologie, besonders der niederen Organismen, aufgehäuft, dass der Versuch wünschenswert erscheint, von neuem den Schleier vom Geheimnis der Entstehung der Organismen, sich auf das neue Tatsachenmaterial stützend, zu heben.

Solch einen Versuch habe ich beschlossen zu machen, und meine vorliegende Arbeit, ebenso wie eine vorhergehende[1]) und eine andere, welche der gegenwärtigen folgen wird[2]), bilden die vorläufige Auseinandersetzung der neuen Theorie der Entstehung der Organismen, welche ich in Hinsicht dessen, dass die Hauptrolle in ihr die Erscheinung der Symbiose spielt, vorschlage, die Theorie der Symbiogenesis zu nennen.

Der vorliegende Artikel ist der Lösung der Grundfrage gewidmet: aus wieviel Plasmaarten ist die organische Welt aufgebaut? Ich bemühe mich, darin zu zeigen, dass die Gesamtheit der organischen Wesen zwei grundverschiedenen Plasmaarten ihr Dasein verdankt und dass also die organische Natur durchaus nicht als etwas Einheitliches in ihrem Ursprunge sowie ihrer weiteren Entwickelung angesehen werden kann, wie es bisher allgemein angenommen war.

Im Grunde genommen gibt es viel mehr als zwei Sorten von Plasma, es sind ihrer wohl sehr viele, man kann sogar sagen — es gibt ihrer eine unbegrenzte Anzahl. Jeder Organismus, der sich vom anderen in irgendeiner Weise unterscheidet, besitzt auch ein in etwas vom anderen unterschiedenes Plasma. — Es handelt sich nun aber um die Frage, ob alle diese unzähligen Spielarten des

---

1) Mereschkowsky, C., Über Natur und Ursprung der Chromatophoren im Pflanzenreiche. Biol. Centralbl. Bd. XXV, 1905, S. 593.

2) Ihr Gegenstand wird der Zellkern und im besonderen die Frage über dessen Natur und Entstehung sein.

Plasma Variationen eines einzigen oder mehrerer Plasmas sind? Bisher ist ein derartiges Problem in obenangeführter Form überhaupt nie aufgestellt worden. Aber nach stillschweigender Übereinkunft wird von allen die Einheit der organischen Natur anerkannt. Alle nahmen und nehmen es auch noch heute an, dass als Grundlage aller Organismen ein Plasma vorliegt, mit anderen Worten, dass das Leben aus dem Nichtsein vermittelst einer Wurzel hervorging, aus welcher sich ein einziger weit verzweigter Baum der Organismen entfaltete, erst als gemeinsamer Stamm der Protisten, dann bald sich in zwei Hauptäste spaltend — den Pflanzenast und den Tierast.

Bis jetzt herrschte die allgemeine Überzeugung, dass der Baum des Lebens ein einziger sei. Die Aufgabe der vorliegenden Arbeit ist es, zu zeigen, dass es ihrer zwei gibt, dass jeder Baum selbständig, unabhängig vom anderen und wahrscheinlich in verschiedenen Perioden der Erdgeschichte auftrat und dass sie sich zum Teil selbständig und unabhängig, zum Teil mit den Zweigen eng verflechtend und verwachsend entwickelten, beide die Verschiedenartigkeit der organischen Lebewesen ergaben.

Die Idee der Einheit der organischen Natur muss verlassen werden und der Idee ihrer Dualität Platz machen.

11. Januar 1909. C. S. v. Mereschkowsky.

I. Zwei Plasmaarten.

Um den Leser von vornherein in den Kreis meiner Vorstellungen über die organische Welt einzuführen, finde ich es am zweckmäßigsten, den Sachverhalt des Gegenstandes zuerst durch ein bildliches Beispiel zu illustrieren.

Stellen wir uns also folgende zwei Bilder vor: einerseits — eine Familie Menschen bei sich zu Hause im Speisezimmer am Mittagstische sitzend. Nehmen wir an, es sei Sommer, draußen eine unerträgliche Hitze von 25—30°, die Fenster sind weit geöffnet. Auf dem Tische stehen Speisen — Milch, Fleisch, Eier, Brot, von welchen die Familie isst; die Kinder haben ihr Mahl beendet, laufen um den Tisch herum, die Erwachsenen sind in ein lebhaftes Gespräch geraten, heftig mit den Händen gestikulierend. Die Stimmen werden immer lauter und lauter, es entspinnt sich augenscheinlich etwas wie ein Familiendrama, ein junges Mädchen läuft zum Schränkchen, entnimmt demselben ein Flacon — enthaltend Cyankali —, trinkt den Inhalt und fällt momentan tot hin.

Stellen sie sich andererseits folgendes eigentümliche Bild vor: der Raum ist hermetisch durch eine ungeheure Glasglocke abgeschlossen, aus diesem Raume ist alle Luft bis zum letzten Atom Sauerstoff ausgepumpt, anstatt der Luft sind Dämpfe von Schwefelwasserstoff hineingelassen, die Temperatur im Raume ist über 90°

erhöht. Am Tische sitzen sonderbare Wesen, lebend, doch vollständig unbeweglich, als Nahrung dienen ihnen verschiedenartige mineralische Salze, Cyankali, Morphium, Kautschuk, Chitin, Paraffin, Horn . . .

Sind sie nicht im Rechte, angesichts dieser beiden Bilder zu sagen, dass wir es in beiden Fällen mit Lebewesen zu tun haben, welche sich radikal im ganzen Dasein ihrer Natur unterscheiden, dass beide Arten Lebewesen aus zwei Substanzen zusammengesetzt sind, die nicht nur quantitativ, sondern auch qualitativ total voneinander verschieden sind, dass zwischen diesen zwei Stoffen, die unter so verschiedenen Bedingungen leben, nichts Gemeinsames ist und nichts Gemeinsames sein kann.

Es zeigt sich nun hieraus, dass diese zwei Bilder, welche ich hier vorgeführt habe, nicht von mir ausgedacht sind, sie existieren in Wirklichkeit, mit allen Details, welche in ihnen dargestellt sind, obgleich, wie sonderbar es auch scheinen mag, diese zwei Bilder bis jetzt keiner gesehen hat, oder richtiger: alle sie gesehen haben, alle vorbeigegangen sind, aber keiner sie bemerkt hat.

Es gibt tatsächlich in der Natur zwei Plasmen so scharf voneinander verschieden, wie die Lebewesen verschieden sind, welche in den obenerwähnten zwei Bildern dargestellt sind, und jedes dieser Plasmen dient als Basis für seine Gruppe von Organismen. Das erste Plasma gibt den Ursprung für Pflanzen, Tiere, zuletzt auch dem Menschen, das zweite — den Bakterien, Pilzen und Cyanophyceen.

Wodurch unterscheiden sich nun beide Plasmaarten? Die unten angeführte Vergleichstabelle, in welcher nur die Hauptunterschiede aufgezählt sind, zeigt, was für eine Menge Unterschiede es gibt und wie wesentlich dieselben sind.

Mycoides Plasma. (Mykoplasma.)	Amöboides Plasma. (Amöboplasma.)
1. Kann ohne Sauerstoff leben (Bakterien).	1. Kann nicht ohne Sauerstoff leben.
2. Hält eine Temperatur bis 90° C. und höher aus (Bakterien, Cyanophyceen).	2. Hält eine Temperatur höher als 45 bis 50° C. nicht aus.
3 Ist fähig, aus anorganischen Substanzen Eiweiß herzustellen (Bakterien, Pilze, Cyanophyceen, Chromatophoren).	3. Ist nicht fähig, Eiweiß aus anorganischen Stoffen herzustellen, erfordert organische Nahrung.
4. Bewegt sich nicht amöbenartig, bildet keine pulsierenden Vakuolen (Bakterien, Pilze, Cyanophyceen, Chromatophoren, Zellkerne).	4. Bewegt sich amöbenartig, bildet pulsierende Vakuolen.
5. Ist reich an Phosphor und Nuklein (Bakterien, Pilze, Zellkerne).	5. Ist arm an Phosphor und enthält gar kein Nuklein.
6. Blausäure, Strychnin, Morphium dienen zur Ernährung. Sehr widerstandsfähig.	6. Blausäure, Strychnin, Morphium wirken als stärkste Gifte. Wenig widerstandsfähig.

Das zweite Plasma, welches als Basis der pflanzlichen und tierischen Organismen dient, schlage ich vor, Amöboplasma zu

nennen, da sich in der Amöbe besonders grell und hervortretend die typischen Besonderheiten dieses zarten, stark beweglichen Plasmas, welches so empfindlich ist für den geringsten Mangel an Sauerstoff, für die kleinste Menge Gift, welches nur auf fertiger zarter, teurer Speise, bestehend aus Eiweiß und Kohlenstoffen, leben kann, hervortreten.

Als ganz etwas anderes zeigt sich das Plasma, welches der Welt der Mycoiden — wie ich die Gemeinschaft der Bakterien, Pilze, Cyanophyceen, aber ebenso die symbiotisch mit Amöboplasma lebenden Chromatophoren und einige Zellkernelemente nenne —, als Basis dient. Etwas Rauhes, Grob-Selbständiges, Festes zeigt sich in diesem unbeweglichen, die allerunmöglichsten Bedingungen vertragenden (siehe Kap. VII) Plasma, nicht wählerisch in der Nahrung, selbständig sein Eiweiß bereitend, sich von Giften nährend, die für Amöboplasma in kleinsten Dosen tödlich sind. Der Abglanz irgendwelcher rauher Bedingungen, welche ohne Zweifel bei seiner Entstehung auf der Erde herrschten, lässt sich in ihm deutlich erkennen. Dieses Plasma schlage ich vor, Mykoplasma zu nennen. —

Man wird mir vielleicht den Vorwurf machen, dass ich einen Terminus gebraucht habe, der früher von Eriksson zur Bezeichnung eines besonderen hypothetischen Plasmas, vermittelst welchem einige Pilze (*Uredineae*), wie es hieß, in den Samen höherer Pflanzen überwintern, um im Frühling den Zyklus ihrer Entwickelung wieder zu beginnen, eingeführt wurde. Aber die Existenz dieses Plasmas ist bis jetzt nicht bewiesen, niemand glaubt daran, höchstwahrscheinlich existiert es gar nicht[3]) und darum kann man diesen Terminus als frei geworden ansehen. Deshalb und kraft der alten juridischen Regel „res nullius cedit primo occupanti“ habe ich beschlossen, diesen Terminus zu benutzen, ihn zur Bezeichnung eines neuen Begriffes anwendend, um so mehr, als ein anderer, mehr entsprechender Terminus als dieser kaum erdacht werden kann.

Betrachten wir jetzt ausführlicher, eins nach dem anderen, alle die sechs Hauptunterschiede zwischen Mykoplasma und Amöboplasma, welche oben aufgezählt wurden.

II. Die Atmung.

Die Sauerstoffatmung ist, wie bekannt, eine der Hauptbedingungen des Lebens, sowohl der Tiere als auch der Pflanzen. „So

3) Ward wies nach, dass die Körperchen, welche Eriksson als erstes Merkmal der Absonderung von Pilzplasma annahm, welche sich scheinbar in zusammenfließendem Zustande mit dem Pflanzenplasma befinden, nichts anderes sind als Haustorien, d. h. Auswüchse von Pilzhyphen, eingedrungen ins Innere der Zelle, der den Pilz ernährenden Pflanze. Ward, Marshall, On the histology of Uredo dispersa (Eriksson) and the Mykoplasma hypothesis. Proc. Roy. Soc. Bd. 71, 1903, S. 355 and Philosophical Transactions Roy. Soc. London. Ser. B, Bd. 196, 1903, S. 29—46.

lange, sagt Pfeffer[4]), die allgemeinen Lebensbedingungen in zureichendem Maße erfüllt sind, tritt überhaupt kein Stillstand der Atmung ein, die auch in ruhenden Organen, in Zwiebeln, Knollen u. s. w. unabhängig fortschreitet."

Das Protoplasma der Tier- und Pflanzenzellen (Amöboplasma) ist derart gebildet, dass es ohne Zutritt von freiem Sauerstoffe schließlich nicht leben bleiben kann. Ohne Sauerstoff kann kein Tier und keine Pflanze[5]) leben, so dass „die Unterbrechung der Atmungstätigkeit als unfehlbarer Hinweis auf den eingetretenen Tod erscheint"[6]). Häufig schon nach 5–10 Minuten, höchstens nach einigen Stunden — selten noch mehr, kommen alle Organismen in sauerstofffreiem Medium um. Wenn auch bisweilen die normale Atmung zeitweilig durch eine Atmung auf dem Wege der Abspaltung des Sauerstoffes von anderen Stoffen, die ihn enthalten (Spaltungsatmung), d. h. der sogen. Intramolekularatmung, wie diese in bezug auf Früchte und andere Organe der Pflanzen[7]) stattfindet, oder in bezug auf einige parasitische Würmer[8]), so kann man dieses nicht anders als eine pathologische Erscheinung betrachten[9]), da zum Schlusse bei Abwesenheit von Sauerstoffzutritt alle lebenden Organismen früher oder später unausbleiblich umkommen.

---

4) Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie, Bd. I, Leipzig 1897, S. 523.

5) Dude, M., Über den Einfluss des Sauerstoffentzuges auf pflanzliche Organismen. — Flora, Bd. XCII, 1903, S. 205. Von Pflanzen kann nur *Nitella*, nach Angabe von Kühne, ungefähr einen Monat ohne Sauerstoff leben (Kühne, W., Über die Bedeutung des Sauerstoffes für die vitale Bewegung. Zeitschr. f. Biologie, Bd. 36, 1898, N.F., Bd. 18, S. 1), obgleich Ritter diese Tatsache nicht bestätigen konnte, indem er fand, dass dieses Gewächs die Abwesenheit des Sauerstoffs nur einige Tage aushalten konnte (Ritter, Abhängigkeit der Plasmaströmung und Geißelbewegung vom freien Sauerstoff. Flora, Bd. 86, 1899, S. 329). In bezug auf Tiere siehe Pütter, A., Die Atmung der Protozoen. Zeitschr. f. allgem. Physiologie, Bd. V, 1905, S. 566. — Die parasitischen Infusorien *Opalina* und *Balantidium* können ohne Sauerstoff in Eiweiß 9–13 Tage leben, *Nyctotherus* sogar 50 Tage, *Spirostomum* nur 32—48 Stunden, *Paramaecium* je nach den Umständen von 4—240 Stunden.

6) Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie Bd. I, S. 524.

7) Nach Palladin ist die Kohlensäure, welche bei der intermolekularen Atmung produziert wird, vor allem Nukleolarkohlensäure, d. h. eine solche, welche von Enzymen bedingt wird, die wohl als Produkte des Zellkernes anzusehen sind (Palladin, Über den verschiedenen Ursprung der während der Atmung der Pflanzen ausgeschiedenen Kohlensäure. Ber. der deutsch. botan. Gesellsch., Bd. XXIII, S. 240). Wenn dem so ist, so tritt der Unterschied zwischen Mykoplasma und Amöboplasma in bezug auf das Atmungsbedürfnis noch schärfer hervor.

8) Die letzteren können, ohne aufzuhören energische Bewegungen zu machen, in einem vollständig sauerstofffreien Medium 4—5 Tage lang leben. Bunge, Über das Sauerstoffbedürfnis der Darmparasiten. Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. 8, 1883.

9) Dieses folgt schon daraus, dass, wie Godlewsky (Botan. Centralblatt, 1906, S. 539) gezeigt hat, bei Intrazellularatmung nur Prozesse der Dissimilation der Eiweißstoffe, welche die Asparaginbildung als Produkt der Zerstörung des Eiweißes, begleitet, möglich sind, synthetische Bildung des Asparagins als Anfang der Regeneration des Eiweißes findet bei höheren Pflanzen dabei nicht statt.

„Ohne freien Sauerstoff kann kein Leben auf die Dauer bestehen", sagt Verworn[10]).

Als wunderbare Ausnahme von dieser Regel erscheinen die Bakterien — einer der Vertreter der Mycoiden. Einige Bakterien können, wie es zuerst Pasteur gezeigt hat, unbestimmt lange Zeit ohne Sauerstoff leben. Und diese Fähigkeit besitzen nicht nur einige wenige Bakterien, sondern eine große Anzahl von ihnen. Bakterien, welche nicht nur ohne Sauerstoff leben, sondern ihn nicht einmal vertragen können, d. h. die sogen. obligaten Anaëroben sind zahlreich, und noch zahlreicher sind die sogen. fakultativen Anaëroben. Hören wir, was darüber Schmidt und Weis[11]) sagen, indem sie über Bakterien, die ohne den freien Sauerstoff leben können, sprechen: „Wir kennen zurzeit eine große Anzahl von Bakterien, welche sich auf dieselbe Weise (d. h. ohne Sauerstoff) verhalten, außer einer noch größeren Anzahl solcher, die mitunter und unter besonderen Kulturbedingungen ebensowohl ohne als mit dem freien Sauerstoff gedeihen. Dagegen gibt es nur verhältnismäßig wenige, die entschieden freien Sauerstoff bedürfen, um zu gedeihen. Da die Bakterien bis jetzt die einzige Gruppe von Organismen sind, von denen man weiß, dass sie fortwährend ohne freien Sauerstoff leben können, so nehmen sie auch in dieser Beziehung eine Sonderstellung unter den lebenden Wesen ein."

Diese Tatsache scheint so ungewöhnlich, dass einige Gelehrte stark daran zweifelten, dass es in Wirklichkeit solche Organismen gäbe, welche so ganz ohne oxydierenden Prozess als Quelle der Energie auskommen könnten. — Man bemühte sich, diese Erscheinung auf verschiedene Art zu erklären, um nicht den allgemeinen, für alle Lebewesen gültigen Regeln entgegenzutreten. So sprach besonders Beijerinck[12]) die Vermutung aus, dass die anaëroben Bakterien zur Zeit ihres anaëroben Lebens auf Rechnung desjenigen Sauerstoffes existierten, welchen sie zur Zeit ihres aëroben Lebens aufgenommen und in sich aufgespeichert hatten. Es wurden auch andere Erklärungen dieser Erscheinung gegeben. „Es hat sich doch gezeigt, sagen Schmidt und Weis[13]), dass keine dieser Erklärungen zutrifft; es muss hingegen als endgültig bewiesen gelten, dass es wirklich Bakterien gibt, welche eine unbegrenzte Anzahl von Generationen hindurch in Medien leben und sich vermehren können, wo freier Sauerstoff sich durch die allerfeinsten Reaktionen nicht nachweisen lässt."

Also ist das bakteriale Plasma imstande, ohne Sauerstoff zu leben, das Amöbenplasma aber kann es nicht. Dieser Unterschied ist äußerst wichtig und hat prinzipielle Bedeutung. Augenschein-

10) Verworn, M., Allgem. Physiologie. Jena 1901.
11) Schmidt, Johs und Weis, Fr., Die Bakterien. Jena 1902, S. 133 u. 134.
12) Beijerinck, M., zitiert nach Schmidt und Weis l. c.
13) Schmidt und Weis, l. c., S. 136.

lich sind beide Plasmaarten in ihrem Baue grundverschieden. — Schmidt und Weis (l. c.) kommen deshalb vollständig gerechtfertigt zum Schlusse, dass „die anaëroben Bakterien müssen daher sicher ihr Leben auf eine ganz andere Weise als die aëroben führen"; es müssen nur den anaëroben Bakterien nicht die aëroben, sondern die Gesamtzahl der Tiere und Pflanzen entgegengestellt werden. Das Plasma der anaëroben Bakterien muss auf eine ganz andere Weise leben als das Plasma der Tiere und Pflanzen.

Wenn man in Betracht zieht, dass die größte Menge der Bakterien zu den Anaërobionten gehört und verhältnismäßig nur wenige Bakterien nicht imstande sind, ohne Sauerstoff zu leben und auch diese allmählich an eine anaërobe Lebensweise gewöhnt werden können[14]), so haben wir Grund, anzunehmen, dass die Anaërobie der erstälteste Zustand der Bakterien war. Aber hieraus folgt, dass die Urbakterien oder Protobakterien schon in einer solchen Epoche der Geschichte der Erde erscheinen konnten, als die letztere noch mit kochenden Gewässern bedeckt war, welche folglich noch nicht gelösten Sauerstoff enthalten konnten. — Das erste Plasma, welches auf der Welt erschien, war so beschaffen, dass es keinen freien Sauerstoff zum Leben nötig hatte, welcher damals im heißen Wasser gar nicht enthalten sein konnte. Von ihrem allerersten Entstehen an waren die Bakterien folglich Anaërobionten. Nur später, als die Temperatur derart niedriger wurde, dass der Sauerstoff in gelöster Form im Wasser erscheinen konnte, begannen einige Formen sich allmählich diesen neuen Bedingungen anzupassen und auf diese Weise zeigten sich zuerst fakultative Aërobionten, später auch einige obligate aërobe Bakterien. Die Tatsache, dass diese letzteren wieder in anaërobe Organismen verwandelt werden können, erscheint als wichtige Bestätigung der Richtigkeit der oben ausgeführten Ansicht. Als sich aus den Bakterien die Pilze[15]) entwickelten, so passte sich das Plasma dieser

14) Willimsky, W., Arch. f. Hygiene. Bd. LIV, Heft 4, 1905.

15) Die Pilze, wie es sich aus dem weiteren Gange der Auseinandersetzung der Theorie der Symbiogenesis ergibt, stehen den Bakterien, mit welchen sie viel Gemeinschaftliches haben, viel näher als irgendwelchen anderen Organismen. Aus diesem Grunde kann man sie als aus den Bakterien hervorgegangen ansehen. — Unter den letzteren können wir schon die Uranfänge der Erscheinungen beobachten, welche in ihrer weiteren Entwickelung zur Bildung der beiden Pilzgruppen — der *Ascomycetes* und *Basidiomycetes* — führen. In der Tat, wenn wir uns aufmerksam in die Art der Sporenbildung bei den Bakterien im allgemeinen und beim *Bacillus Bütschlii* im besonderen (Schaudinn, Fr., Beiträge zur Kenntnis der Bakterien und verwandter Organismen. I *Bacillus Bütschlii* n. sp., Arch. f. Protistenkunde, Bd. I, 1902, S. 306) vertiefen, so müssen wir zugeben, dass die Art und Weise der Sporenbildung in beiden Gruppen wesentlich übereinstimmt. Bei *Bacillus Bütschlii*, kann man sagen, ist dieser Prozess identisch mit dem Prozess der Sporenbildung bei *Ascomycetes* und die Bakterien selbst kann man mit dem *Ascus* der Pilze nicht nur analogisieren, sondern auch homologisieren. Wir haben es hier mit

hauptsächlich in der Luft lebenden Organismen vollständig dem Leben im Sauerstoffmedium an. Aus einer derartigen Anpassung des Pilzplasmas und des infolgedessen hervorgerufenen Bedürfnisses nach Sauerstoff darf man aber durchaus nicht schließen, dass das Mykoplasma seinen Bau verändert hat, indem es dem Amöboplasma identisch wurde. An und für sich kann die Sauerstoffatmung einiger Bakterien und der Pilze nicht als richtiger Beweis dafür angesehen werden, dass der Prozess der Atmung ungeachtet dessen, dass sein Anfang (Einatmung von Sauerstoff) und Ende (Ausatmung von CO_2) mit der Atmung des Amöboplasmas gleich erscheinen, auch in seiner Mittelphase in beiden Fällen identisch sei. Die Mittelphase kann identisch sein, sie kann aber auch total verschieden sein. Und da wir weiter sehen werden, dass zwischen dem Amöboplasma und dem Mykoplasma noch eine ganze Reihe anderer tieferer Unterschiede besteht, die sich auch im Reiche der Pilze erhalten haben und auf das Vorhandensein von radikalen Unterschieden im Bau des Pilzplasmas vom Amöboplasma hinweisen, so kann man um so eher voraussetzen, dass im Atmungsprozess der Pilze, ungeachtet der Ähnlichkeit seiner Anfangs- und Endphase, in seiner Mittelphase sich irgendwelche hervorragende Besonderheiten finden, die diesen Prozess vom selben Prozess beim Amöboplasma unterscheiden [16]).

---

einem *Ascus* zu tun, welcher zwei Sporen bildet. Andererseits sind uns einige Facta aus dem Leben der Bakterien bekannt, welche an die Conidienbildung erinnern, ja bei der Gruppe *Actinomycetes*, welche von den einen zu den Bakterien, von den anderen zu den echten Pilzen gezählt wird, gibt es schon vollständig sichtbar ausgeprägte Conidien. Auf diese Weise sind zwei der allercharakteristischsten Züge der Pilzorganisation — Ascus und Conidien im Uranfang schon bei den Bakterien vorhanden. Hinzugefügt muss werden, dass sowohl bei den Bakterien als auch bei den Pilzen die Zellwand aus stickstoffhaltigen Stoffen besteht, dass weder die einen noch die anderen eine Spur von amöboider Bewegung des Protoplasma zeigen, dass Zoosporen sowie kontraktile Vakuolen den beiden vollständig fehlen u. s. w. — Einen ähnlichen Standpunkt nimmt in letzter Zeit auch A. Meyer ein (Meyer, A., Studien über Morph. u. Entwickelungsgesch. der Bakterien. Flora, Bd. 84, 1907, S. 240).

16) Der Atmungsprozess der Pilze ist noch so wenig erforscht, dass man nicht einmal behaupten kann, alle Pilze hätten Sauerstoff zu ihrer Atmung nötig. Wenn man sich dessen erinnert, dass es Pilze gibt, die fähig sind, freien Stickstoff der Luft zu binden (siehe unten), ganz ähnlich wie es einige Bakterien tun — was kein Amöboplasma ausführen kann — dass ferner die Pilze die Fähigkeit besitzen, die Eiweißmoleküle synthetisch aufzubauen, so erscheint es klar, dass die Pilze sich so stark in physiologischer Hinsicht von den amöboiden Organismen unterscheiden, dass es nicht wunderbar wäre, wenn die Mittelphase der Pilzatmung sich als anders verlaufend erweist als beim Amöboplasma. Sehr wahrscheinlich ist es, dass einige Pilze, besonders die, welche fähig sind, freien Stickstoff zu binden, sich als fähig erweisen, ganz ohne Sauerstoff leben zu können, d. h. ebensolche Anaërobionten würden wie der größte Teil der Bakterien. Dies ist um so wahrscheinlicher, da bei den Bakterien, die fähig sind, freien Stickstoff zu binden, diese Fähigkeit nach der Meinung Beijerinck's (Beijerinck, M., Botan. Centralbl. 1905, S. 298) immer im Zusammenhange mit der Fähigkeit, ohne Sauerstoff zu leben, steht. Wenn das die Eigentümlichkeit der Bakterien ist, so wird sie wohl aller Wahrscheinlichkeit

III. Die Beziehung zur Temperatur.

Kühne[17]) war der erste, welcher es unternahm, umständliche Untersuchungen über das Verhalten der Amöben, Infusorien und diverser Gewebe gegenüber äußersten Temperaturen anzustellen. Aus diesen Experimenten über maximale Temperatur, welche die verschiedenen niederen Lebewesen ebenso wie Pflanzenzellen vertragen können, hat es sich erwiesen, dass schon bei 35° Amöben, welche sich bis dahin energisch bewegten, ihre Fähigkeit, sich zu bewegen, verloren, wobei ihr Körper sich zusammenzog, einstweilen aber leben blieb; bei Erhitzung bis zu 40–45° brachte die darauf folgende Abkühlung sie nicht wieder zum Leben. Dabei konnte Kühne verschiedene Beziehungen zur Temperatur bei den verschiedenen Plasmen feststellen, das kontraktile Plasma zog sich schon bei 40° zusammen und kam um, das übrige erst bei 45°. — Für das Protoplasma der Pflanzenzelle wurde von Max Schultze[18]) 47° C. als Maximaltemperatur festgestellt, nach dieser erfolgte der Tod[19]). Seit der Zeit wurden viele Beobachtungen über die Widerstandsfähigkeit verschiedener Organismen in hohen Temperaturen gemacht, welche in Tabellen von Fürth[20]) und Davenport and Castle[21]) zusammengestellt worden sind, die mir als Material für die folgende verkürzte Tabelle dienten:

Tabelle der Maximaltemperaturen der amöboiden Organismen.

Tiere.	Maximum °C.	Pflanzen.	Optimum °C.	Maximum °C.
Aethalium septicum	40	Mucor racemosus . . .	20—25	33
Amoeba	40—45	Mucor pusillus . . .	—	50
Actinophrys	42	Spirogyra	—	44

nach auch auf die Pilze anwendbar sein. Versuche in dieser Richtung wären deshalb im höchsten Grade wünschenswert.

17) Kühne, Untersuchungen über das Protoplasma und die Kontraktilität. Leipzig 1864.

18) Schultze, Max, Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzellen. Leipzig 1863.

19) Nach Miehe „kann man für alle höheren Pflanzen und auch für die meisten niederen annehmen, dass ihre Existenzmöglichkeit zwischen den Grenzen 0—10° und 35—45° eingeschlossen sind . . . Für die Metazoen liegt die maximale Temperatur meist zwischen 30 und 40°, selten steigt sie auf 45°, so dass allgemein für die Hauptmasse der Lebewesen die Existenz oberhalb 45° ausgeschlossen ist. Miehe, H., Die Selbsterhitzung des Heues. Jena 1907, S. 89.

20) Führt, Otto, Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere. Jena 1903, S. 424.

21) Davenport und Castle, Studies in Morphogenesis. III. On the Acclimatisation of Organisms to High Temperatures. Arch. f. Entwickelungsmechanik, Bd. II, 1896, S. 227.

Tiere.	Maximum °C.
Einige Flagellaten	60[22])
Carchesium	47
Stentor	44—50
Actinia	38
Beroë ovatus	40
Cestus veneris	34
Medusen	36—39
Verschiedene Mollusken	30—40
Aplysia	33
Antedon	30
Seeigel	39—41
Essig-Nematoden	30
Turbellaria	45
Anguillulidae	45
Terebella	27—30
Daphnia sima	34
Cyclops quadricornis	36
Gammarus	36
Palaemon	26
Culex pipiens (larva)	40
Hippocampus	30
Frosch	44
Salamander	44
Hund	44—45

Pflanzen.	Optimum °C.	Maximum °C.
Cladophora	—	45—60
Oedogonium	—	44
Ulothrix zonata	15	24
Vaucheria repens	—	30
Hydrurus foetidus	10	16
Pflanzenzellen nach Schultze	—	47—48
Triticum vulgare	29	42
Sinapis alba	27	37
Acer platanoides	24	26
Pinus silvestris	27	34
Phaseolus multiflorus	34	46
Zea mais	34	46
Cucurbita Pepo	34	46
Elodea canadensis	—	42[23])

(Fortsetzung folgt.)

22) Dallinger, W. H., On a series of experiments made to determine the thermal deathpoint of known Monad germs, when the heat is endured in a fluid. Journal Royal Microsc. Soc. 3, 1880, S. 1—16. — Bedauerlicherweise hatte ich nicht die Möglichkeit, mich mit der Originalarbeit bekannt zu machen, und so kann ich es nicht beurteilen, wie weit die Tatsachen, die von Dallinger angeführt werden, glaubwürdig sind. Zweifel erweckt hauptsächlich die Frage, was dieser Autor unter den Worten Monad Germs versteht, d. h. ob er wirklich die ganze Zeit mit Amöboplasma gearbeitet hat oder ob ihm nicht unter diesen Monaden auch echte Mykoiden vorlagen. In letzterem Falle wären die hohen Temperaturen, die besonders seine „Sporen" fähig sind auszuhalten, begreiflich.

23) Bei dieser Temperatur trat der Tod noch nicht ein; die Bewegung setzte sich sogar bei 52° C. fort (Hauptfleisch, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXIV, 1892, S. 209), aber wie lange Zeit die Pflanze unter dem Einfluss dieser Temperatur blieb, ist nicht angeführt.

Vollständig trockene Samen von *Pisum sativum* können eine Temperatur von 70° C. vertragen, ohne ihre Keimfähigkeit zu verlieren, aber nicht länger als eine Stunde (Sachs, J., Lehrbuch der Botanik, 3. Aufl., Leipzig 1873, S. 639). — Hier haben wir es allerdings mit einem Körper von ungeheurer Größe im Verhältnis zu den Bakterien oder Pilzsporen zu tun. Wenn die Sporen der Bakterien die Größe einer Erbse hätten, so ist es sehr wahrscheinlich, dass sie eine viel höhere Temperatur aushalten würden als jetzt. Die Temperaturgrenzen der Samen sind also mit denen der Bakterien nicht vergleichbar. Siehe auch Schubert, Flora, 1909, S. 68.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Der Abonnementspreis für 24 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einsenden zu wollen.

Bd. XXX. **1. Mai 1910.** **№ 9.**

Inhalt: **Mereschkowsky**, Theorie der zwei Plasmaarten als Grundlage der Symbiogenesis, einer neuen Lehre von der Entstehung der Organismen (Fortsetzung). — **Wasmann**, Nils Holmgren's neue Termitenstudien und seine Exsudattheorie. — **Jordan**, Die Leistungen des Gehirns bei den krebsartigen Tieren, besonders bei *Cancer pagurus*. — **Robertson**, Explanatory Remarks concerning the Normal Rate of Growth of an Individual and its Biochemical Significance.

Theorie der zwei Plasmaarten als Grundlage der Symbiogenesis, einer neuen Lehre von der Entstehung der Organismen.

Von Prof. Dr. C. Mereschkowsky.

(Fortsetzung.)

Aus der Tabelle S. 288 kann man ersehen, dass das Amöboplasma in ungeheurer Mehrzahl der Fälle schon bei 45° umkommt, höchstens bei 50°, und nur in einem Falle geht die Dauerhaftigkeit in bezug auf einige Flagellaten bis 60°[24]).

24) Dabei sind von mir einige mehr als zweifelhafte Fälle vom Aufenthalt von Tieren in heißen Quellen mit noch höheren Temperaturen in Hinsicht auf die nicht besonders ausführlichen Beobachtungen dieser Art gar nicht in den Kreis der Beobachtungen gezogen. In der Tat bleibt es unerklärt, ob die Temperatur in der ganzen Quelle dieselbe hohe bleibt oder ob es mehr kühlere Stellen gibt, in welcher diese Tiere gewöhnlich leben können, nur auf kurze Zeit in die heißen Stellen hinübergehend. Wir besitzen übrigens sehr sorgfältig ausgeführte Versuche von Dallinger (Dallinger, The Presidents Adress. Journal Royal Micros. Soc. 1887, S. 185—199) über Protozoen, deren Maximaltemperatur 60° betrug; indem er sie im Laufe einiger Jahre an immer höhere und höhere Temperaturen gewöhnte, gelang es ihm, eine Rasse heranzuzüchten, welche fähig war, eine Temperatur bis 70° auszuhalten. — Aber auch diese Tatsache muss hier unbeachtet bleiben, da diese künstliche Widerstandsfähigkeit nicht mit den normalen Beziehungen des Organismus zu

Ganz anders verhält sich das Mykoplasma zu hohen Temperaturen. Oscillarien z. B. (zu den Cyanophyceen gehörend) der Wirkung heißer Dämpfe ausgesetzt, konnten nach Hoppe-Seyler[25]) eine Temperatur von 64,7° vertragen und nach sehr sorgfältigen Beobachtungen, welche in Amerika in den heißen Quellen des Yellowstone-Parkes gemacht wurden, wurden diese Algen[26]) bei noch viel höheren Temperaturen lebend gefunden. So wurde eine Cyanophycee *Hapalosiphon laminosus* im Wasser, das eine Temperatur höher als 90°[27]) hatte, gefunden. Went sagt ebenfalls: „the highest temperature at which filamentous Myxophyceae (d. h. Cyanophyceen) are known to exist is 86° C.[28])" — und setzt hinzu — „but unicellular Algae have been observed by Brewer in California in water at a temperature of 94,40° C.[29])."

Man hat diese Tatsachen häufig angezweifelt[30]), aber ohne allen Grund; wenigstens einige von diesen können als ganz sicher hingestellt angesehen werden, wie sich jeder darüber überzeugen kann, der die Beschreibung von ähnlichen Beobachtungen, die von de Vries[31]) gemacht worden sind, liest. „Die Wassertemperatur, sagt er, erreicht nahe am Rande fast den Siedepunkt. In einigen Brunnen nahm ich Temperaturen von 86—90° C. wahr, während der Bulbus des Thermometers den lebenden Algen angedrückt war."

---

hohen Temperaturen verglichen werden kann. In der Tat, wenn es Dallinger gelang, die Maximaltemperatur um 10° hinaufzuschieben, so wäre es vielleicht gelungen, wenn er die Methode der allmählichen Gewöhnung auf Bakterien oder Cyanophyceen angewandt hätte, diese Organismen ebenso auf eine höhere Maximaltemperatur zu bringen und nur dann hätte man beide Ziffern vergleichen können. — Jetzt ist die Höhe des ausnahmsweise hohen Maximums, welche von Dallinger gefunden wurde und die Höhe der Normaltemperatur für andere noch nicht gewöhnte Organismen untereinander nicht vergleichbar. Aus dem Obenangeführten ist es klar, wie wichtig es ist, Experimente ähnlich denen zu machen, wie sie Dallinger mit Protozoen machte, aber in bezug auf Bakterien und Cyanophyceen.

25) Hoppe-Seyler, Physiol. Chemie. Teil I, Berlin 1877.

26) Die Cyanophyceen, wenn auch zu den Mycoiden gehörig, werden ihrer grünen Farbe wegen Algen genannt, wozu sie früher auch gezählt wurden und von einigen noch heute gezählt werden.

27) Schmidt, Johs und Weis, Fr., Die Bakterien. Jena 1902, S. 144.

28) West, G. S., Some Algae from Het Springs. Journal of Botany. July 1902, S. 241.

29) West, G. S., A Treatese on the freschwater Algae. 1904, S. 307, wo die Arbeit Brewer's zitiert wird. Brewer, W. H., American Journal of Science. Ser. 2, Bd. XLI.

30) Die Zweifel fußten auf die Möglichkeit großer Temperaturunterschiede zweier sogar dicht beieinanderliegender Punkte in den heißen Quellen; wenn folglich der Thermometer nicht sorgfältig auf derselben Stelle eingestellt war, wo die Algen wuchsen, so ist ein Fehler sehr wohl möglich. Die Beobachtungen De Vries beseitigen, wie wir gleich sehen werden, den Zweifel vollständig.

31) De Vries, H., Arch. Néerland. V, 1870, S. 385. Die Zitate sind aus Lotsy (Vortrag über botan. Stammesgeschichte I, S. 374) entnommen.

Es unterliegt also gar keinem Zweifel, dass die Cyanophyceen imstande sind, bei einer Temperatur von 86—90 und sogar 94,40° C. zu leben und sich zu vermehren, also fast im kochenden Wasser.

Nicht weniger wunderbare Tatsachen dieser Art geben uns die Bakterien — andere Vertreter des Mykoidenreiches.

Während die Mehrzahl der Tiere und Pflanzen bei einer Temperatur von 40—45° umkommt, gibt es Bakterien, welche bei einer Temperatur, die niedriger als diese ist, überhaupt nicht mehr leben können, welche sich bei 60—70° C. — einer Temperatur, die für dieselben also das Optimum ist —, am wohlsten fühlen und sich am raschesten vermehren[32]).

Und so erscheint das Wasser mit einer Temperatur von 70° C., bei welcher jeder Krebs, jeder Fisch, jedes Gemüse gerinnt, in welcher die hineingesteckte Hand sofort verbrüht wird, als beste Bedingung zum Leben des mykoiden Plasmas. — Bisweilen vermehren sich diese Bakterien noch bei einer Temperatur von 75° C., bei welcher jedes uns bekannte Eiweiß gerinnt, ja Miehe[33]) und Karlinski[34]) fanden Bakterien (*Bacterium Ludwigii*, *Bacillus calfactor*, *Bac. Ilidsensis capsulatus*), welche bei 80° C. leben können!

Unter ihnen kann *Bacterium Ludwigii* überhaupt nicht bei einer niedrigeren Temperatur als 50° C. existieren, also unter solchen Bedingungen, unter welchen schon alle Tiere und Pflanzen längst vor Hitze umgekommen sind!

Diese im höchsten Grade bemerkenswerten Bakterien, von denen hier die Rede ist, führen den Namen thermophile Bakterien oder einfach Thermobakterien. — Man trifft sie häufig in der obersten Erdschicht, welche der Erhitzung durch Sonnenstrahlen ausgesetzt ist, in warmen Quellen, in Exkrementen und faulenden organischen Substanzen, wo dank der Gärung die Temperatur sich stark heben kann, bisweilen auch im Darmkanal von Menschen und Tieren, wo sie dank der Abwesenheit von Sauerstoff, wie Rabinowitsch[35]) denkt, auch bei einer Temperatur niedriger als gewöhnlich leben können.

---

32) Äußerst interessant wäre es, Experimente über die Widerstandsfähigkeit der Chromatophoren (besonders bei niederen Pflanzen) in bezug auf hohe Temperaturen anzustellen und die Chromatophoren außerhalb und innerhalb der Zellen beobachtend, gelingt es vielleicht mit Hilfe der von Engelmann zur Aufdeckung der Assimilationstätigkeit der Chromatophoren angewandten Bakterienmethode nachzuweisen, dass letztere fähig sind, höhere Temperaturen auszuhalten als das Amöboplasma.

33) Miehe, H., Die Selbsterhitzung des Heues. Jena 1907.

34) Karlinski, Zur Kenntnis der Bakterien der Thermalquellen. Hygien. Rundschau Bd. 5, 1895, S. 685.

35) In letzter Zeit hat es sich erwiesen, dass die Meinung von Rabinowitsch grundlos ist, d. h. dass die Anwesenheit des Sauerstoffes nicht die Wirkung hat, welche Rabinowitsch diesem Faktor zuschreibt.

Aber auch diese Tatsachen stellen noch nicht die äußerste Grenze der Widerstandsfähigkeit vor, welche den Bakterien eigen ist, wie dies aus den letzten Beobachtungen Eisenberg's[36]) am *Bacillus anthracis* hervorgeht. Nach Einwirkung von 70° im Laufe von 15 Minuten auf diese Bakterien in ihrem vegetativen Zustande kamen zahlreiche Keime aus und fuhren fort, sich zu entwickeln; nach einer Temperatur von 80°, die 15 Minuten lang einwirkte, war ihre Anzahl kleiner, aber sogar nach 5 Minuten langer Einwirkung einer Temperatur von 90° blieben noch einige Keime leben und waren fähig, sich zu entwickeln. Dabei konnte Eisenberg sich vollständig davon überzeugen, dass nicht die Sporen der vorliegenden Bakterie eine so hohe Temperatur ausgehalten hatten. Zuletzt hielt ein Teil der Oidien aus einigen Kulturen die Temperatur von 98° im Verlauf von 15 Minuten aus. Und ebensolche Resultate erhielt er in bezug auf eine Erdbakterie (*Bac. tumescens* Zopf) und zwei anderen Bakterien: *Bac. megatherium* und *Bac. ramosus liquefaciens.*

Noch viel wunderbarer verhalten sich die Bakterien gegen hohe Temperaturen in ihrem Ruhezustande, d. h. als Sporen. Koch, Brefeld und viele andere zeigten, dass die Sporen der Milzbrandbakterien (*Bacillus anthracis*) ebenso wie die Sporen der Heubakterie (*Bac. subtilis*) fähig sind, ohne ihre Lebenskraft einzubüßen, eine Temperatur von mehr als 100° C. auszuhalten. Besonders widerstandsfähig in dieser Beziehung sind einige Erdbakterien, welche bisweilen zusammen mit Verunreinigung beim Melken der Kühe in die Milch geraten. Christen[37]) fand z. B. Formen, welche vermittelst heißen Dampfes unter Druck (in der Autoklave) unter folgenden Temperaturen, abhängig von der Dauer der Dampfeinwirkung, getötet werden.

Bei	100°	nur	nach	16	Stunden
„	105—110°	„	„	2—4	„
„	115°	„	„	30—60	Minuten
„	120°	„	„	5—15	„
„	125—130°	„	„	ungefähr 5	„
„	140°	„	„	1	„

Noch widerstandsfähiger erwiesen sich die Sporen, welche von R. Koch und Wolffhügel gefunden wurden[38]). — Letztere hielten ohne umzukommen, eine Erhitzung in der Luft, im Verlaufe von 3 Stunden, bei einer Temperatur von 140° C. aus; aber ungefähr 1 Stunde konnten sie ohne Schaden für sich sogar bei einer Temperatur von bis 150° C. aushalten.

---

36) Eisenberg, P., Über die Thermoresistenz der vegetativen Formen der aëroben Sporenbildner. Centralbl. f. Bakterien (Abt. I), Bd. XCVII, 1908, S. 187.

37) Schmidt, Johs u. Weis, Fr., Die Bakterien. Jena 1902, S. 155.

38) Lafar, Fr., Handbuch der technischen Morphologie. Bd. I, Jena 1905, S. 447.

Es können also die Bakteriensporen, ohne umzukommen, fast 1 Stunde lang eine Temperatur von 150° C. aushalten! „Für diese rätselhaften Tatsachen", sagt Verworn[39]), „fehlt uns vorläufig noch jede Erklärung. Wir können nur annehmen, dass in diesen Organismen nur solche Eiweißverbindungen vorhanden sind, die durch hohe Temperaturen . . . nicht zum Gerinnen gebracht werden können."

Man hat versucht, diese wunderbare Widerstandsfähigkeit gegen hohe Temperaturen nicht durch besondere Eigenschaften des Protoplasma, sondern der schützenden Wirkung der ungewöhnlich festen und undurchlässigen Hülle, mit welcher die Sporen bedeckt sind, zu erklären. Aber keine Hülle kann den Inhalt der winzigen Spore gegen das Eindringen einer Temperatur von 120 oder 150° schützen, wenn man diese Sporen, die nur tausendstel Teile eines Millimeters im Durchmesser haben, der Wirkung einer so hohen Temperatur im Laufe einer ganzen Stunde aussetzt[40]). Das widerspräche allen Gesetzen der Physik. Zuletzt darf man nicht außer acht lassen, dass nicht nur Sporen, d. h. Dauerzustände von lebenden Organismen eine ungewöhnlich hohe Temperatur, wie ungefähr 100° C. vertragen können, sondern auch die lebenden Organismen im vegetativen Zustande, die fähig sind, sich zu vermehren und zu wachsen und das sowohl unter den Bakterien als auch unter den Cyanophyceen.

Augenscheinlich haben wir es hier mit einem Protoplasma, das ganz anders gebaut ist als das Amöboplasma, zu tun, und deshalb hat Pfeffer[41]) recht, wenn er sagt: „es ist klar, dass die thermophilen Bakterien, welche noch bei 74° C. gut gedeihen (wir haben gesehen, dass sie auch noch bei 94° leben) oder die Sporen, welche im wasserdurchtränkten Zustande eine halbe Stunde Siedhitze aushalten[42]), nicht solche Eiweißverbindungen enthalten, die schon bei niederer Temperatur koagulieren."

Man hat auch versucht, die Widerstandsfähigkeit der Sporen und einiger Organismen gegen hohe Temperaturen damit zu erklären, dass ihr Plasma dichter sei, d. h. weniger Wasser enthält, sozusagen

---

39) Verworn, Max, Allgemeine Physiologie. Jena 1901, S. 305. Lange Zeit hat man sich geweigert, ähnlichen Tatsachen zu glauben, so unwahrscheinlich schienen sie. So sagt Sachs: „Verschiedene neuere Angaben über hohe Temperaturen, welche Pilzsporen ertragen sollen, ohne ihre Keimfähigkeit zu verlieren, grenzen vielfach an das Unglaubliche und bedürfen so sehr der kritischen Sichtung, dass ich sie hier einstweilen übergehe". Sachs, J., Lehrbuch der Botanik. 3. Aufl., 1873, Leipzig, S. 639.

40) Migula (siehe Lafar, Techn. Mykolog., Bd. I, S. 116) sagt, auch diese „Ansicht ist sicher nicht richtig" und schreibt die Widerstandsfähigkeit der Bakterien gegen so hohe Temperaturen den Eigenschaften des Protoplasma zu.

41) Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie, Bd. I, Leipzig 1897, S. 54.

42) In Wirklichkeit gibt es, wie wir gesehen haben, Sporen, welche in feuchtem Zustande eine Temperatur von 150° C. im Verlaufe einer Stunde aushalten!

trockener ist. — Und in der Tat, wie Lewith[43]) gezeigt hat, erhöht sich die Temperatur der Gerinnung bedeutend bei Verminderung des Wassergehaltes im Eiweiß.

Pfeffer[44]) ist aber mit einer derartigen Erklärung nicht einverstanden. Er sagt: „Da diese Resistenz auch den soeben gebildeten und nicht aus der Kulturflüssigkeit entfernten Sporen zukommt, die ohne Frage von Wasser durchtränkt sind, so ist die Widerstandsfähigkeit in diesem Falle nicht durch das Austrocknen bedingt, wie es Cohn[45]) und einige andere Forscher (Cramer, Davenport) annehmen." Nach der Ansicht Pfeffer's ist der Tod in diesem Falle nicht durch Gerinnung des Eiweiß bedingt, um so mehr, als durchaus nicht alle Eiweißkörper dem Gerinnen ausgesetzt sind.

Wenn man aber auch zulässt, dass die obenangeführte Erklärung über die Widerstandsfähigkeit der Organismen gegen hohe Temperaturen richtig ist, so schwächt das doch nicht den Grad des Unterschiedes zwischen Amöboplasma und Mykoplasma, welche sich in ihrer Beziehung zur Temperatur zeigt: ist das Mykoplasma fähig, sich derart zu verdichten, wie es das Amöboplasma nie tun kann, so weist das eben darauf hin, dass sich im Bau beider Plasmen irgendwelche verschiedene, bedeutende Unterschiede hervorbringen lassen. Diese Bedingungen erlauben es, dem einen Plasma sich im hohen Grade zu verdichten und damit ihn äußerst widerstandsfähig gegen hohe Temperaturen zu machen, ebenso wie sie das andere Plasma, welches dieser Fähigkeit sich zu verdichten entbehrt, äußerst empfindlich und zart in dieser Hinsicht machen[46]).

Von den Mykoiden haben wir bisher die Beziehung der Cyanophyceen und Bakterien zur Temperatur betrachtet. Was die Pilze anbelangt, so haben die Erscheinungen der Konvergenz allmählich die Lebensäußerungen des Mykoplasmas, aus welcher auch die Pilze gebaut sind, zu mehr oder weniger Ähnlichkeit mit den Lebenserscheinungen des Amöboplasmas geführt. Das Plasma der Pilze hat sich, hauptsächlich unter dem Einflusse des parasitischen und saprophytischen Lebens, verzärtelt, wenn auch hier sehr bemerk-

43) Lewith, S., Über die Ursache der Widerstandsfähigkeit der Sporen gegen hohe Temperaturen. Arch. f. experim. Pathol. u. Pharmakol. Bd. 26, 1890, S. 351.

44) Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie, T. II, Leipzig 1904, S. 294.

45) Cohn, F., Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. 2, 1887, S 266.

46) Möglich, dass beide Eigenschaften des Mykoplasma — die Fähigkeit, hohen Temperaturen zu widerstehen und die Unfähigkeit, amöboide Bewegungen auszuführen, als Resultat irgendeiner allgemeinen Besonderheit des physischen Baues dieses Plasmas erscheinen. Möglicherweise liegt die allgemeine Ursache dieser beiden Phänomene in der größeren Dichtigkeit des Mykoplasmas. — Ich fordere die Liebhaber vom Eindringen ins Wesen der Dinge à la Nägeli auf, zwei Micellartheorien auszudenken, eine für das Amöboplasma, eine andere für das Mykoplasma, die derart konstruiert sein sollten, dass letztere gleichzeitig die Fähigkeit des Mykoplasmas, hohe Temperaturen zu vertragen und seine Unfähigkeit zur Bewegung erklären würde.

bare Abdrücke des groben, rauhen, ursprünglichen Mykoplasmas, der Bakterien, aus welchem das Pilzplasma hervorging, bemerkt werden können.

So hat z. B. Tsiklinsky[47]) einen fadenförmigen Pilz, welcher in der Erde lebt und auf Brot einen schimmelartigen Überzug wie Baumwolle bildet, gefunden, der bis 60° C. wächst. Ein ähnlicher Schimmelpilz war von Behrens[48]) auf feuchten Hirsekörnern beobachtet worden. Tsiklinsky fand ebenso in der Erde zwei Arten *Actinomyces*, von welchen einer sehr verbreitet in der Erde, auf Dünger, Heu, Stroh, Kartoffeln u. s. w. ist, und welcher von ihr *Thermoactinomyces vulgaris* genannt wurde; er wächst am besten (Optimum) bei 57° C. und erreicht sein Maximum erst bei 70° C., seine Sporen halten aber eine Wirkung von feuchter Hitze in 100° C. 20 Minuten lang aus.

In der untenstehenden Tabelle, welche auf Vollständigkeit keinen Anspruch macht, sind von mir einige besonders interessante Tatsachen in bezug auf die Widerstandsfähigkeit des Mykoplasmas gegen hohe Temperaturen zum Vergleich mit einer ebensolchen obenangeführten Tabelle, die auf das Amöboplasma angewandt war (s. S. 287f.).

Tabelle der Maximaltemperaturen der mykoiden Organismen[49]).

	Optimum °C.	Maximum °C.	Beobachter
Bacillus Ilidsensis capsulatus . .	—	80	Karlinski
Cladothrix	55	65	Kedzior
Bacille Nr. 2	58—60	70	Tsiklinsky
Bacille Nr. 3 et 4	68—71	73(?)	Tsiklinsky
Schimmelrasen auf Brot . . .	56	?	Behrens
Thermomyces lanuginosus . . .	54—55	63	Tsiklinsky
Thermoactinomyces vulgaris . .	57	70	Tsiklinsky
Dessen Sporen vertragen 20 Min. im Dampfe	—	100	Tsiklinsky
Streptothrix	55	62	Sames
Bacillus ramosus	25—28	38	W. Ward
Aspergillus fumigatus	38—40	60	Rénon, Cohn
Aspergillus Lignieresi	—	53	Costantin et Lucet
Aspergillus micro-virido-citrinus .	—	45	Costantin et Lucet
Thermophile Bakterien	60—70	75	Globig, van Tieghem, Same

47) Tsiklinsky, P., Sur les Mucédinées thermophiles. Annales de l'Institut Pasteur. Bd. XIII, 1899, S. 500 und dieselbe: Sur les microbes thermophiles des sources thermales, l. c., S. 788.

48) Behrens, J., in Lafar, Handbuch der technischen Mykologie, Bd. I, Jena 1905, S. 449.

49) Es muss bemerkt werden, dass einige Maximalziffern sich hier auf das Wachstum beziehen, da aber der Organismus nach Einstellung des Wachstums noch einige Temperaturerhöhungen vertragen kann, dabei leben bleibend, so muss ein Teil der in vorliegender Tabelle angegebenen Ziffern in Wirklichkeit noch höher sein.

	Optimum ° C.	Maximum ° C.	Beobachter
Thermoidium sulphureum . . .	35—45[50])	53	Miehe (Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1908)
Bacillus subtilis	—	50	Brefeld, Schreiber
Bacillus, allmählich gewöhnt bis .	—	58	Tsiklinsky
Bacillus subtilis, Sporen 25—30 Min.	—	140	A. Meyer
Ustilago carbo, Sporen, trocken .	—	104—120	Hoffmann
Ustilago destruens, ebenso . . .	—	104—120	Hoffmann
Oidium aurantiacum, ebenso . .	—	140	Payen
Penicillium glaucum, ebenso . .	—	127—132	Pasteur
Peziza repanda	—	138	Schnitz
Cyanophyceae	—	86—90	De Vries
Cyanophyceae	—	85	Went
Cyanophyceae	—	94,5	Brewer
Hapalosiphon laminosus (Cyan.) .	—	90	Schmidt u. Weis, Bakt. 144
Oscillaria	—	64,7	Hoppe Seyler
Saccharomyces	28—34	34—40	Pedersen, Hansen
Saccharomyces	—	60—65	Kayser
Saccharomyces, trocken	—	115—120	Manassein
Saccharomyces, trocken	—	75—80	Zopf
Thermoascus aurantiacus . . .	—	55	Miehe
Sporen der Bakterien, feucht, 1 Min.	—	140	Christen
Sporen d. Bakterien, 1 Stunde lang	—	150	Koch, Wolffhügel
Bacterium Ludwigii	55—57	80	Karlinsky
Bacillus calfactor	—	65—70—80	Miehe
Bacillus anthracis, vegetativ. Zustand der Sporenbildn., 15 Min.	—	70	Eisenberg
Bacillus anthracis, dasselbe, 5 Min.	—	90	Eisenberg
Bacillus anthracis, dasselbe, Oidien, 15 Min.	—	98	Eisenberg
Bacillus tumescens Zopf, vegetat.	—	70—98	Eisenberg
Bacillus megatherium, vegetat. .	—	70 - 98	Eisenberg
Bacillus ramosus liquefaciens, vegetat.	—	70—98	Eisenberg

Das Vorhandensein von Organismen, welche fähig sind, im Wasser nahe am Kochpunkte zu leben und sich zu vermehren, ist vom theoretischen Standpunkte ein höchst wichtiger Faktor. Wir sahen oben bei der Untersuchung der Tatsachen, die die Atmung berührten, dass die ersten Organismen, in Gestalt der Bakterien, in einer solchen Epoche der Erdgeschichte erscheinen konnten, als das Wasser noch kochend war und folgedessen keinen Sauerstoff enthielt. Aber damit die Entstehung des Lebens in dieser Epoche möglich war, muss zugelassen werden, dass nicht nur die Abwesenheit von Sauerstoff im Wasser, sondern auch die sehr hohe Temperatur nicht als Hindernis zu ihrer Entstehung dienen konnten. Und jetzt konnten wir uns überzeugen, dass sogar die Temperatur

50) Wächst noch vorzüglich bei 50° C.
51) Centralbl. für Bakt. (Abt. I), Bd. XCVII, 1908, S. 187.

des Kochens oder eine dem sehr nahe, in der Tat nicht dazu als Hindernis erscheint.

IV. Die Synthese der Eiweißstoffe.

Das Mykoplasma besitzt die Fähigkeit, Eiweißstoffe zu produzieren, indem es dieselben aus sehr einfachen unorganischen Stoffen schafft —, eine Fähigkeit, die dem Amöboplasma gänzlich abgeht. Deshalb kann das letztere nur dann leben und sich vermehren, wenn es fertige Eiweißstoffe von außen erhält[52]).

Dass dieser Satz in bezug auf das Tierreich richtig ist, erfordert gar keine weiteren Erklärungen. Doch dieser Satz kann auch vollständig auf die Pflanzen angewandt werden, da das Cytoplasma der Pflanzenzelle selbst unfähig ist, organische Stoffe aus unorganischen zu produzieren, selbst so einfache wie Kohlehydrate, sie hat ebenso wie das Plasma der Tierzelle fertige organische Nahrung nötig.

Das klingt wohl recht paradox, da die Pflanzen immer als typische Vertreter der autotrophen Ernährungsweise angesehen wurden. Dennoch ist dieser Satz unbedingt richtig, weil, wenn die Pflanzen organische Stoffe synthetisch aus unorganischen herstellen, können sie das nur dank den eingeschlossenen Chromatophoren tun; diese letzteren sind es, die die Pflanzenzelle mit fertiger, organischer Speise versehen, da letztere nicht imstande ist, die Aufgabe des Aufbaues von komplizierten organischen Stoffen selbst zu erfüllen[53]). Was nun die Chromatophoren anbelangt, so gehören

52) Dieser Satz klingt freilich recht paradox, da man überall, in allen Lehrbüchern und Spezialwerken, den ganz entgegengesetzten Satz finden kann, eben den, dass die Pilze sich durch Unfähigkeit, organische Substanzen selber zu produzieren, charakterisieren und dass sie deshalb zum Leben fertige organische Nahrung nötig haben. So sagt z. B. Zopf in seinem Werke „Die Pilze“ (S. 439): „A priori ist nur klar, dass die Pilze nicht imstande sind, organische Substanz selbst zu erzeugen (weil sie chlorophyllos sind), dass sie vielmehr die nötige organische Substanz in fertigem Zustande von außen beziehen müssen.“

Dieses ist aber nur richtig in bezug auf Kohlehydrate. Was die Eiweiße anbelangt, so sind die Pilze imstande, dieselben selbst auf synthetischem Wege herzustellen, indem sie den Stickstoff aus Salzen oder sogar aus der Atmosphäre in Form von freiem Gase schöpfen. Wenn für viele Pilze die ganze organische, auch die Eiweißnahrung in fertigem Zustande unumgänglich ist, so ist das eine sekundäre Erscheinung, hervorgerufen durch Parasitismus und Saprophitismus. Aber ebenso wie es unrichtig wäre, die Phanerogamen durch Unfähigkeit, ihre organischen Körper aus unorganischen Stoffen herauszuarbeiten, zu charakterisieren, nur weil einige ihrer Vertreter unter dem Einflusse des Parasitismus diese Fähigkeit verloren haben, so ist es auch unrichtig, die Pilze für solche Organismen zu halten, „welche nicht imstande sind, organische Stoffe selbst zu erzeugen.“

53) Mir sind wenigstens keine unwiderleglich unzweifelhaften Tatsachen bekannt, welche beweisen könnten, dass in der Pflanzenzelle, welche keinerlei Art von Plastiden enthält, Kohlehydrate oder Eiweißstoffe selbständig ausschließlich aus unorganischen Stoffen entstehen könnten.

dieselben, wie ich schon an einer anderen Stelle gezeigt habe, gar nicht zur Pflanze selbst[54]). — In der Tat gibt es ernsthafte Gründe, sie nicht für Organe oder Organoide der Zellen, von letzterer selbst hervorgebracht, zu halten, sondern für besondere Organismen aus dem Reiche der Mykoiden, welche von außen ins Protoplasma der Tierzelle eingedrungen und mit ihr in eine Art inniger Symbiose getreten sind, welche „Pflanzen" zu benennen üblich ist. Und gerade diese von außen her eingedrungenen Organismen (Cyanophyceen) erscheinen als Lieferanten der organischen Stoffe für die Pflanzenzelle. Sie und nicht die Pflanzenzelle selbst erscheinen auf diese Art als autotrophe Organismen. Die Zelle selbst der Pflanze atmet und nährt sich ganz wie eine beliebige Tierzelle, nur mit dem Unterschiede, dass die Tiere fertige organische Nahrung von außen erhalten, während die Pflanze dank dessen, dass sie im Inneren Zubereiter organischer Stoffe trägt, dieselben von innen erhält.

Auf diese Weise ist das Amöboplasma weder bei den Tieren noch bei den Pflanzen fähig, synthetisch solche zusammengesetzte organische Stoffe wie Kohlehydrate, Amyde, Proteinstoffe zu produzieren[55]).

Ganz anders steht die Sache mit dem Mykoplasma. Dieses letztere baut mit großer Leichtigkeit die kompliziertesten Moleküle der organischen Stoffe aus den allereinfachsten unorganischen Körpern. Führen wir einige Beispiele an.

Die Bakterien.

Die Bakterien sind fähig, den Stickstoff der Luft zu assimilieren und mit Hilfe von Mineralsalzen und Wasser daraus die Eiweißstoffe zu erzeugen, aus welchen ihr Protoplasma besteht. Solche Fähigkeiten besitzen z. B. *Bacterium*, oder wie er häufiger genannt wird, *Clostridium Pasteurianum*. Nach den Versuchen Winogradsky's[56]) kann diese Bakterie, welche im Boden lebt,

54) Mereschkowsky, C., Über Natur und Ursprung der Chromatophoren im Pflanzenreiche. Biol. Centralbl. Bd. XXV, Nr. 18, 1905.

55) Im höchsten Grade wichtig wäre es, vermittelst ausführlicher und umständlicher Experimente klarzustellen, ob die sogen. „Schimmelpilze" aus der Gruppe der Phycomyceten fähig sind, Stickstoff in Form unorganischer Salze zu assimilieren. Auf diese Frage existiert ein positiver Hinweis von Laurent über *Mucor racemosus* (Laurent, E., Recherches sur la valeur comparée des nitrates et des sels amoniacaux comme aliment de la levure de bière et de quelques autres plantes. Annales d. l'Institut Pasteur Bd. 3, 1899, S. 362) und ein eher negativer Hinweis von Falk in bezug auf *Sporodinia grandis* (Falk, R., Beiträge zur Biologie der Pflanzen Bd. 8, 1901, S. 213). Abgesehen davon, dass die Beobachtungen beider Autoren einander widersprechen, muss man noch im Auge behalten, dass Laurent *Oidium lactis* (Ascomycet) „cette mucédinée" (l. c. S. 370) nennt. Danach kann man bezweifeln, ob er es in diesem Falle wirklich mit Phycomyceten zu tun hatte.

56) Winogradsky, S., Comptes rendus d. l'Ac. d. Sc. Paris, Bd. CXVI, 1893. Daselbst: Bd. CXVIII, 1894 — Archiv des Sciences biologiques de l'Institut

in solchen Flüssigkeiten wachsen und sich vermehren, welche keine Spur von Stickstoffverbindungen weder organischer noch unorganischer Natur haben, wenn nur zur Lösung eine Portion Zucker zugesetzt wird. Es ist klar, dass solche Bakterien den Stickstoff, aus welchem sie ihr Eiweiß baut, aus dem atmosphärischen Stickstoffe erhält. Nach dieser Entdeckung von Winogradsky wurden im Boden noch andere Bakterien gefunden, welche fähig sind, atmosphärischen Stickstoff zu binden. So fand Beijerinck[57]) eine ähnliche Bakterie, von ihm *Azotobacter* genannt, welche sich als sehr verbreitet in allen Meeren erwies. Stoklasa[58]) bewies, dass diese Fähigkeit eine andere Bodenbakterie, *Radiobacter*, besitzt, und „es ist möglich, dass sich im Boden noch eine große Menge ähnlicher Formen finden“[59]) — wie viele Gelehrte voraussetzen.

Eine andere Serie von Bakterien, die fähig sind, Stickstoff der Luft zu assimilieren, stellen uns diejenigen Bakterien vor, welche das Hervorsprossen von Geschwülstchen und Knöllchen auf den Wurzeln der Papilionaceen und anderen Pflanzen verursachen. Es sind dies *Bacterium* (*Rhizobium*) *radicicola* und *B.* (*Rhizobium*) *Beijerinckii* und noch eine ganz besondere Art, welche sich auf den Wurzeln von *Datisca cannabina* findet[60]).

Doch Stickstoff können sich die Bakterien nicht nur aus der Atmosphäre als freies Gas aneignen, sondern auch aus der Erde in Form von Ammoniaksalzen oder in Form von salpetersauren Salzen, und solche Bakterien gibt es eine große Anzahl[61]), wobei man sie in obligat autotrophe in bezug auf Stickstoff und in fakultativ autotrophe einteilt. Zu den obligat autotrophen, außer den nitrifizierenden Bakterien, welche uns durch die Forschungen Winogradsky's bekannt sind, zählen wahrscheinlich auch die Schwefel-

---

de Médecine Expérimentale. St. Pétersburg, 1895, Bd. III, Heft 4. — *Clostridium Pastérianum*, seine Morphologie und seine Eigenschaften als Buttersäureferment. Centralbl. f. Bakteriologie, Bd. 9, 1902, S. 3.

57) Beijerinck, M., Centralbl. f. Bakteriologie (Abt. II), Bd. VII, 1901, S. 561. — Der von diesem Autor entdeckte *Azotobacter* erweckte eine Zeit lang Zweifel daran, ob er wirklich fähig sei, Stickstoff der Luft zu assimilieren, zu diesem Zweifel hat man aber, wie die Experimente A. Koch's (siehe Lafar, Handbuch der technischen Mykologie, Bd. III, Jena 1904, S. 9) gezeigt haben, gar keinen Grund. — Benecke und Reutner glauben, dass der *Azotobacter* gar keine Bakterie ist, sondern zu den Cyanophyceen gehört und fassen ihn als farblose Form von *Aphanocapsa* an.

58) Stoklasa, J., Über die chemischen Vorgänge bei der Assimilation des elementaren Stickstoffes durch *Azotobacter* und *Radiobacter*. Berichte d. deutsch. botan. Ges. 1906, Bd. 24, S. 22.

59) Schmidt, Johs und Weis, Die Bakterien, Jena 1902, S. 115.

60) Montemartini, L., Atti Acad. dei Lincei. Roma (5), Bd. XVI. 1906, S. 144, zitiert nach Czapek, l. c.

61) Lafar, Fr., Handbuch der technischen Mykologie, Bd. I, Jena 1904, S. 412.

bakterien *Beggiatoa*, *Thiotrix* u. s. w., außerdem noch die Eisenbakterien und vielleicht auch die Purpurbakterien.

Bakterien, welche fähig sind, sich Kohlenstoff aus CO_2 anzueignen und organische Moleküle aus diesem einfachen unorganischen Stoffe und aus Wasser aufzubauen, sind ebenfalls einige bekannt[62]).

Czapek[63]) sagt sogar: „überraschend zahlreiche Mikrobenformen sind imstande, die einfachsten Verbindungen in der Kohlenstoffchemie auszunutzen und stehen heute die nitrifizierenden Organismen mit ihrer chemosynthetischen Kohlensäureassimilation nicht mehr isoliert." Die Autotrophie der CO_2 bei den Bakterien, d. h. die Fähigkeit derselben, CO_2 zu binden, wurde zuerst von Winogradsky[64]) in bezug auf die nitrifizierenden Bakterien, welche dazu keine Strahlenenergie des Lichtes nötig haben, sondern CO_2 im Dunkeln assimilieren können, indem sie dazu chemische Energie, welche sie auf dem Wege der Oxydation des Ammoniaks in Nitriten oder der Nitrite in Nitraten gebrauchen, nachgewiesen.

Die Erdbakterie *Bacillus pantothrophus* kann nach Kaserer[65]), den Wasserstoff oxydierend, die Kohlensäure in Formaldehyd und dann in noch mehr zusammengesetzte organische Körper überführen. Eine andere von Beijerinck und Delden[66]) entdeckte Bakterie, *Bacillus oligocarbophilus* kann nach demselben Autor gleichfalls Kohlensäure assimilieren, es anfangs in CO überführen, und aus letzterem seine Kohlenstoff enthaltende Stoffe, so dass dabei kein Sauerstoff produziert wird; und dieselbe Fähigkeit farbloser Bakterien CO_2 ohne Produktion von Sauerstoff zu assimilieren, hat Niklewski[67]) bewiesen. — Das gleiche gilt auch für die Schwefelbakterien des Meeres (Thiobakterien), wie dies Nathansohn[68]) bewies. Beijerinck[69]) bestätigte die Beobachtung Nathansohn's und zeigte, dass zwei Süßwasserbakterien, welche in Gräben, im Schlamme leben, *Thiobacillus thioparus* und *Th. denitrificans*, imstande sind, CO^2 im Dunkeln zu assimilieren. Die Energie für diese Chemosynthese entnehmen

62) Lafar, l. c., S. 410.

63) Czapek, F., Die Ernährungsphysiologie der Pflanzen seit 1896, Progressus rei botanicae, Bd. I, Heft 2, Jena 1907, S. 479.

64) Winogradsky, S., l. c.

65) Kaserer, H. Die Oxydation des Wasserstoffes durch Mikroorganismen. Centralbl. f. Bakteriol. (II. Abt.), Bd. XVI, 1906, S. 681.

66) von Delden, A., Centralbl. f. Bakter. (II. Abteil.), Bd. II, 1903, S. 81.

67) Niklewsky, M., Ein Beitrag zur Kenntnis wasserstoffoxydierender Mikroorganismen. Bulletin d'Acad. d. Sc. d. Cracovie. Classe des sc. mathem. et nat. 1906, S. 911.

68) Nathansohn, Über eine neue Gruppe von Schwefelbakterien und ihren Stoffwechsel. Mitteil. a. d. zoolog. Station zu Neapel, Bd. 15, 1902, S. 655.

69) Beijerinck, M., Phénomènes de reduction produits par les microbes. Archives Néerland. des sc. ex. et natur. Sér. II, Bd. IX, 1904, S. 131. — Referat im Botan. Centralblatte, 1904, S. 298. — Siehe auch Centralblatt f. Bakter. (II. Abt.), Bd. XI, 1904, S. 693.

sie, die erstere aus der Oxydation des schwefeligen Kohlenstoffes in Schwefel oder Oxydierung von $Na_2S_2O_2$ und $Na_2S_4O_6$ in Na_2SO_4 und S, die zweite aus der Oxydation des Schwefels und der Reduktion, in Ermangelung freien Sauerstoffes der Nitrate in freien Stickstoff nach der Formel:

$$6\,KNO_3 + 5\,S + 2\,CaCO_3 = 3\,K_2SO_4 + 2\,CaSO_4 + 2\,CO_2 + 3\,N_2.$$

Wenn man diesen Bakterien als Quelle des Kohlenstoffes Zucker oder andere organische Nahrung bietet, so ziehen sie allemal Kohlensäure oder unorganische Salze der Kohlensäure, aus welchen sie ihre organischen Stoffe bauen, vor.

Auf solche Weise geht in gegenwärtiger Zeit im Schlamme der Kanäle und Teiche ebenso wie auf dem Boden des Meeres eine ununterbrochene Bildung organischer Stoffe aus unorganischen in Gegenwart von Schwefel oder Schwefelwasserstoff vor sich und dieser Prozess geschieht bei voller Dunkelheit.

Zu solchen sich in bezug auf CO_2 autotroph ernährenden Organismen gehören wahrscheinlich auch die übrigen Schwefelbakterien, die Eisenbakterien und möglicherweise auch die Purpurbakterien[70]).

Die Pilze.

Nicht ein einziges Tier kann leben, wenn man ihm als organische Nahrung nur Kohlehydrate (Zucker, Stärke), Fette und überhaupt nicht stickstoffhaltige Stoffe gibt und dies darum, weil das Amöboplasma der Tiere nicht imstande ist, solche Stickstoff enthaltende organische Stoffe wie Eiweiß aus unorganischen Substanzen zu erzeugen[71]). Die Pilze aber, die aus Mykoplasma aufgebaut sind, besitzen diese Fähigkeit und deshalb haben sie in der Mehrzahl der Fälle weder Eiweiß noch irgendeine andere Stickstoff enthaltende organische Nahrung nötig.

Obgleich nun die Pilze organische Stoffe als Quelle des Kohlenstoffes, wozu ihnen z. B. die Kohlehydrate dienen können, gebrauchen, ist es, wie Pfeffer[72]) richtig bemerkt, sehr möglich, dass sich hinter der scheinbaren Heterotrophie des Kohlenstoffes bei den Pilzen bisweilen echte Autotrophie verbirgt; möglicherweise

---

70) Lafar, Fr., Handbuch der technischen Mykologie, Bd. I, Jena 1904, S. 418. Diese Voraussetzung hinsichtlich der Purpurbakterien ist auf ihre unter Lichteinfluss vor sich gehende Produktion von Sauerstoff (W. Engelmann's Methode) gegründet, was in letzter Zeit Molisch (Molisch, H., Die Purpurbakterien nach neuen Untersuchungen, Jena 1907) — starken Zweifeln unterzieht. Er lässt aber eine Assimilation von CO_2 ihrerseits zu, aber ohne Produktion von Sauerstoff, wie es auch einige andere Bakterien tun (siehe oben).

71) Im höchsten Grade wichtig wäre es, diesen Satz in bezug auf niedere Tiere zu prüfen. — Es hat ja keiner versucht, z. B. eine *Hydra* mit Salzen und organischen, aber stickstofflosen Stoffen zu füttern. Es ist mir unbekannt, ob ähnliche Versuche mit Infusorien gemacht wurden.

72) Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie, Bd. I, 2. Aufl., 1904.

erhalten die Pilze vermittelst Oxydation der Kohlehydrate diejenige Energie, welche sie nachher zur Assimilation von CO_2 gebrauchen[73]). Dies ist um so wahrscheinlicher, als von den Bakterien, aus welchen die Pilze hervorgegangen sind, zahlreiche Beispiele dieser Art bekannt sind. —

Aber in bezug auf den Stickstoff erscheinen die Pilze als ebensolche autotrophe Organismen wie Bakterien und Cyanophyceen. Sie können sich, wie schon längst bekannt, von Dingen nähren, welche, von den Kohlehydraten abgesehen, die als Quelle der Kohlensäure erscheinen, nur aus unorganischen Stoffen bestehen. Stickstoff erhalten sie folglich in Form von Stickstoff enthaltenden Salzen, wobei für Pilze, im Gegensatz zu den Pflanzen, als die allerzuträglichsten die ammoniakhaltigen, aber nicht die salpetersauren Salze erscheinen[74]).

Aber die Pilze haben auch die Fähigkeit, den freien Stickstoff der Luft zu assimilieren, ganz wie es vielen Bakterien eigen ist[75]). In bezug auf parasitische Pilze der Mykorrhizen, wenigstens der der endotrophischen, kann diese Tatsache, wie es aus den Experimenten von Nobbe und Hiltner mit *Podocarpus*, welcher üppig auf reinem Quarzsande, der vollständig jeden Stickstoffes entbehrte, wuchs, sowie aus der Beobachtung von P. E. Müller an Kiefern ersichtlich ist, kaum noch einem Zweifel unterliegen[76]).

Besonders interessant erscheinen in dieser Hinsicht die Versuche Ternetz'[77]) mit einem Pilz, welcher auf den Wurzeln verschiedener Ericaceen wächst. Ternetz kultivierte ihn in reinem Zustande in einer Flüssigkeit, die ganz frei von Stickstoff war, in dieser Flüssigkeit entwickelte sich der Pilz üppig und sie konnte mit genauen Analysen das bedeutende Anwachsen des Stickstoffes, welcher nur aus dem atmosphärischen Stickstoff stammen konnte,

73) Im höchsten Grade wichtig wäre es, durch direkte Versuche solch eine Existenz der Autotrophie in bezug auf Kohlensäure bei den Pilzen zu beweisen.

74) Lafar, Fr., Handbuch der technischen Mykologie, Bd. I, Jena 1904, S. 402.

75) Die Ansicht von Frank und einiger anderer, dass die grünen Pflanzen den Stickstoff der Atmosphäre assimilieren können, kann man jetzt auf Grund einer ganzen Reihe von Forschungen widerlegt ansehen, und auf solche Weise blieben die Resultate der klassischen Versuche Boussingault's, welcher zuerst die Unfähigkeit der Pflanzen, freien Stickstoff zu assimilieren, nachwies, wie auch früher, unerschütterlich. Denn was Frank u. a. der Fähigkeit der grünen Pflanze zuschrieben, vollzog sich in der Tat durch die Bodenbakterien. Die Literatur über diesen Gegenstand siehe: Koch, A., Der Kreislauf des Stickstoffes in Lafar, Handbuch der technischen Mykologie, Bd. III, Jena 1904, S. 12 ff.

76) Man muss jedoch im Auge behalten, dass Müller in letzter Zeit (Berichte d. deutsch. botan. Gesellsch. 1906, Bd. 24, S. 230) Versuche anführt, nach welchen die Mykorrhizen der Kiefer augenscheinlich nicht imstande sind, den Stickstoff der Luft zu assimilieren.

77) Ternetz, Ch., Assimilation des atmosphärischen Stickstoffes durch einen torfbewohnenden Pilz. Berichte d. deutsch. botan. Gesellsch. 1904, Bd. 22, S. 267.

beweisen. Dabei erwies es sich, dass sie es mit einem zweifellosen Pilz zu tun hatte, da sein Mycel durch Querwände geteilt war und er die für Pilze charakteristischen Vermehrungsorgane — die Pikniden — ergab.

Es unterliegt überhaupt keinem Zweifel, dass die Mykorrhizen echte Pilzhyphen enthalten (zu den Hymenomyceten und Nektariaceen gehörend) und ebenso unzweifelhaft ist es, wenigstens in bezug auf die endotrophischen Mykorrhizen, dass diese Pilze den Stickstoff der Luft assimilieren und daraus ihr Eiweiß bauen[78]).

(Fortsetzung folgt.)

Nils Holmgren's neue Termitenstudien und seine Exsudattheorie.

(175. Beitrag zur Kenntnis der Myrmekophilen und Termitophilen.)

Von E. Wasmann S. J. (Luxemburg).

Arbeiten, welche neue Pfade auf einem schon früher von anderen Forschern begangenen Gebiete eröffnen, sind verhältnismäßig selten, und auch dann ist es oft noch fraglich, ob nicht als Schild über dem Eingang des neuen Pfades „Privatweg" oder sogar „Holzweg" steht. Die vorliegende Arbeit Nils Holmgren's[1]) schlägt einen neuen Pfad auf dem Gebiete der Termitenforschung ein, und nach sorgfältiger Prüfung desselben scheint es mir in der Tat, daß er kein Irrweg ist.

Eigentlich sind es mehrere verschiedene Pfade, die Holmgren in seiner neuen Termitenstudie verfolgt. Einer derselben betrifft die Systematik der Termiten, welche den Gegenstand des folgenden Bandes bilden wird. Durch die klassische Monographie Hagen's wurde die Termitensystematik um die Mitte des vorigen Jahrhunderts (1855—1860) ausschließlich auf die Imagoform begründet. Später hat dann Fritz Müller (1873) den Vorschlag gemacht, den Gattungsnamen *Eutermes* auf jene Arten zu beschränken, welche Nasuti-Soldaten besitzen. 1897 stellte ich dann zum erstenmal das Prinzip auf, dass man die Systematik der Termiten, und zwar speziell die generische und subgenerische Einteilung der Subfamilien, nicht bloß auf die Imagoform, sondern auch auf die Soldatenform gründen müsse, und zwar in vielen Fällen sogar primär auf die Soldatenform, da diese die morphologisch spezialisierteste Kaste

78) Über die Fähigkeit der Schimmelpilze (*Aspergillus*, *Penicillium*) den freien Sauerstoff der Luft zu assimilieren, herrscht neuerdings eine vollständige Uneinigkeit der Ansichten. Einige (Saida) denken, dass auch der *Mucor* sogar diese Fähigkeit besitzt, das scheint aber sehr unwahrscheinlich in Anbetracht dessen, dass der *Mucor* gar kein Pilz ist.

1) Termitenstudien. 1. Anatomische Untersuchungen. 4°, 216 S. mit 3 Tafeln und 76 Abbildungen im Text. Upsala u. Stockholm 1909 (R. Svensk. Vetensk. Handl. Bd. 44, Nr. 3).

im Termitenstaat darstellt und deshalb auch die auffälligsten Unterscheidungsmerkmale bietet. Silvestri (1902 etc.) schritt dann auf diesem neuen Wege der Termitensystematik weiter voran, während Sjöstedt und Desneux sich immer noch ablehnend gegen denselben verhielten und ihn für einen Irrpfad erklärten. N. Holmgren dagegen trat 1906 ebenfalls für die Verwertung der Soldatenkaste in der generischen Systematik der Termiten ein[2]). Im zweiten Bande seiner vorliegenden neuen Termitenstudien wird er dann auf dieser Grundlage eine neue, detaillierte Systematik der Termiten entwerfen, welche nach Möglichkeit alle Kasten berücksichtigt. (Siehe N. Holmgren, Das System der Termiten, in: Zool. Anzeig. XXXV, Nr. 9/10, S. 284ff.).

Der gegenwärtig vollendete erste Band beschäftigt sich dagegen — dem Titel zufolge — nur mit der Anatomie der Termiten. Dieser Titel ist jedoch insofern etwas zu eng, als er von der neuen biologischen Exsudattheorie nichts verrät, die wohl den interessantesten und originellsten Abschnitt in dem ganzen Bande bildet.

Die Anatomie der Termiten ist bisher, wie der Verfasser mit Recht bemerkt, etwas stiefmütterlich behandelt worden, und es ist ein zweifelloses Verdienst Holmgren's, in der vorliegenden Studie zum erstenmal die vergleichende äußere und innere Morphologie der Termiten eingehend und allseitig bearbeitet und mit der Systematik in Verbindung gesetzt zu haben. Es ist jedoch nicht meine Absicht, auf diese morphologischen Ausführungen, welche den vortrefflichen Janet'schen Arbeiten über die Anatomie der Ameisen an die Seite zu stellen sind, näher einzugehen. Deshalb sei hier nur eine Übersicht der Kapitel gegeben. Verfasser behandelt zuerst die allgemeine Morphologie des Termitenkopfes, dann Spezielles und Vergleichendes über den Termitenkopf. Hierauf folgt der Bau des Thorax und seiner Anhänge und die Muskulatur des Thorax. Dann kommen der Bau des Hinterleibes, die integumentalen Bildungen und Körperdrüsen, die Ganglienkette und das Tracheensystem, die Ernährungsorgane, das Genitalsystem, die Zirkulationsorgane, das Exsudatgewebe, die Imaginalentwickelung, und endlich die phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen der Termiten.

Unter diesen Kapiteln ist es das XII., das uns hier besonders interessiert: „Exsudatgewebe und Kastendifferenzierung." Es ist ein durchaus originelles Kapitel, aber originell im guten Sinne des Wortes.

Im Jahre 1903[3]) hatte ich zum erstenmal die Exsudatorgane und Exsudatgewebe der echten Ameisengäste und Termitengäste

2) Siehe mein Referat: Zur Kastenbildung und Systematik der Termiten (Biol. Centralbl. 1908, Nr. 3, S. 68—73).

3) Zur näheren Kenntnis des echten Gastverhältnisses (Symphilie) bei den Ameisen- und Termitengästen (Biol. Centralbl. XXIII, Nr. 2, 5, 6, 7, 8).

auf Grund mikroskopischer Schnittserien der verschiedensten Typen untersucht und dabei gefunden, dass das Exsudatgewebe der myrmekophilen und termitophilen Koleopteren und Dipteren, welches die physiologische Grundlage für ihr „echtes Gastverhältnis" bildet, teils ein direktes, teils ein indirektes Fettprodukt sei. Bei den zur Käferfamilie der Staphyliniden gehörigen echten Gästen, deren Hinterleibsringe durch membranöse Bänder zusammenhängen, erwies es sich als wirkliches Fettgewebe; bei den myrmekophilen Käferfamilien der Clavigeriden und Paussiden, sowie bei den symphilen Aphodiinen unter den Termitengästen, welche alle ein geschlossenes Chitinskelett besitzen, stellte es sich als ein fettkörperähnliches („adipoides") Drüsengewebe heraus; bei den physogastren Termitophilen endlich aus den Käferfamilien der Staphyliniden und Carabiden und aus der Dipterenfamilie der Termitoxeniiden, welche sämtlich einen größtenteils membranösen Hinterleib haben, zeigte es sich als eine Modifikation des massenhaft entwickelten Blutgewebes, und dieses als Derivat des Fettgewebes.

Nun hat N. Holmgren an Schnittserien eine große Zahl von Termitenarten auf ihr Exsudatgewebe untersucht und gefunden, dass sämtliche ebenerwähnte Formen des symphilen Exsudatgewebes auch bei den Termiten sich vorfinden, und zwar vielfach mehrere derselben vereinigt; die höchste Entwickelungsstufe erreicht aber das Exsudatgewebe bei den Königinnen der Termiten. Auf diese Befunde hin stellt dann Holmgren eine neue Exsudattheorie auf. Nach derselben ist erstens der biologische Grund für die gegenseitige Beleckung der Termiten und namentlich für die eifrige Pflege der Imagines und ihrer Entwickelungsstadien in den Exsudaten der Termiten gelegen. Der Brutpflegeinstinkt der Insekten wird hier durch ein neues Komplement ergänzt, welches dem „Symphilieinstinkt" der Termiten entspringt, der auf den Genuss angenehmer Exsudate gerichtet ist und deshalb den mit solchen Exsudaten versehenen Wesen auch eine besondere gastliche Pflege sichert. Zweitens wendet Holmgren sodann diese Exsudattheorie an auf die Differenzierung der Kasten im Termitenstaate und führt letztere auf die von mir für die Erziehung der echten Ameisengäste und Termitengäste schon 1897 aufgestellte „Amikalselektion" zurück.

Dies ist in ihren Hauptzügen die neue Exsudattheorie Holmgren's. Ich will nun noch auf einzelne Punkte derselben näher eingehen.

Bei dem Exsudatgewebe der Königin von *Eutermes chaquimayensis* beschreibt Holmgren (S. 192) dasselbe als „eine Art Fettgewebe", welches große Lappen bildet, deren Zellen auf den Querschnitten strahlenförmig um einen Mittelpunkt geordnet er-

scheinen. Fettropfen sind in diesen Zellen nicht vorhanden, dagegen sehr zahlreiche Granula zwischen dem Fadennetz des Zellleibes. Ich glaube mit Bestimmtheit annehmen zu dürfen, dass wir hier das von mir 1903 als adipoides Drüsengewebe bezeichnete Exsudatgewebe vor uns haben. Auch die Angaben Holmgren's über die Färbbarkeit desselben stimmen genau mit meinen Erfahrungen überein. Vergleicht man z. B. die Abbildungen, die ich 1903 (S. 203 u. 240) von dem adipoiden Drüsengewebe von *Clariger* und *Paussus* gegeben, mit der Fig. 75 bei Holmgren, welche Lappen des eigentümlichen Fettgewebes der Königin von *Eutermes* darstellt, so wird man sich der Vermutung nicht enthalten können, dass wir in beiden Fällen dieselbe Gewebsart vor uns haben. Was Holmgren als Lappen des Fettgewebes bezeichnete, sind wohl die Pseudoacini eines Drüsengewebes, in dessen strahlig angeordneten Zellen die Bläschen und die äußerst feinen Sammelkanälchen wahrscheinlich nur übersehen wurden. Auch mir ist es namentlich bei *Clariger* sehr schwer geworden, sie zum erstenmal aufzufinden und dadurch das vermeintliche Fettgewebe als Drüsengewebe zu erkennen. Erst bei sehr starker Vergrößerung mit Zeiß'schen apochromatischen Objektiven für homogene Immersion und den entsprechenden Kompensationsokularen gelang es, besonders bei starkem elektrischem Lichte und schiefer Beleuchtung, die Bläschen und Sammelkanälchen deutlich und sicher zu sehen. Nachdem ich sie aber einmal gefunden, hatte ich ein zuverlässiges Kriterium für die Unterscheidung des adipoiden Drüsengewebes von dem wirklichen Fettgewebe. Ich möchte daher Herrn Holmgren bitten, seine betreffenden Schnittbilder daraufhin nochmals zu untersuchen. Es wäre ja möglich, dass ganz allmähliche Übergänge zwischen echtem Fettgewebe und fettgewebsähnlichem Drüsengewebe bei den Termiten vorkommen. Aber nach der Beschreibung und Abbildung Holmgren's ist es doch viel wahrscheinlicher, dass es bei seinem als Fettgewebe bezeichneten hauptsächlichen Exsudatgewebe der Königin von *Eutermes chaquimayensis* um ein adipoides Drüsengewebe sich handelt.

Außerdem hat Holmgren auch wirkliches Fettgewebe und adipoides, als Drüsengewebe leichter erkennbares Gewebe in dem Exsudatgewebe der Termiten nachgewiesen. Ich gehe hierauf nicht weiter ein und wende mich zu der von mir als „Blutgewebe" bezeichneten Form des Exsudatgewebes, welche bei den physogastren Termitophilen eine sehr große Rolle spielt. Holmgren bemerkt S. 192, ich habe zwischen den Fettzellen des Exsudatgewebes von *Xenogaster* und der Hypodermis eine „granulierte Flüssigkeit" gefunden, die ich „Blutgewebe" nannte. Auch S. 196 erwähnt er das nämliche Exsudatgewebe, dessen mächtige Entwickelung ich bei *Orthogonius*-Larven festgestellt habe. Bei der Königin von *Eutermes*

chaquimayensis traf er die nämliche Flüssigkeit zwischen dem Fettgewebe und den Drüsenzellen der Hypodermis an. Er will jedoch das eigentliche Exsudatgewebe trotzdem hier nicht als „Blutgewebe", sondern nur als „Fettgewebe" bezeichnen. Was ich Blutgewebe genannt hatte, hält er für ein flüssiges Produkt der Fettzellen, welchem Körnchen des Blutgewebes beigemengt sind (S. 192).

Hierin kann ich ihm nicht beistimmen. Gegen meine Ansicht, dass bei den physogastren Termitophilen als unmittelbares Exsudatgewebe das mächtig entwickelte, unter der Hypodermis in großen Lakunen angesammelte „Blutgewebe" diene, führt er nur den Satz an (S. 192): „Da diese Flüssigkeit kein Gewebe ist, so ist die Bezeichnung Blutgewebe unbrauchbar." Ich glaube, dass hier ein Missverständnis vorliegt. Wenn man nur feste, kontinuierlich zusammenhängende Zellaggregate als „Gewebe" bezeichnen will, dann ist allerdings das Blut kein Gewebe, obwohl es nach der älteren Terminologie im ganzen Tierreich zu den „Geweben" gerechnet wurde. Genauer ist allerdings die von Richard Hertwig in der 8. Auflage seines Lehrbuches der Zoologie (S. 74) adoptierte Ausdrucksweise, welche Blut und Lymphe der Wirbeltiere als „ernährende Flüssigkeiten" bezeichnet. Ebenso müsste man dann auch das Blut der Insekten eine „ernährende Flüssigkeit" nennen. Aber die terminologische Frage, ob man „Blutgewebe", „Blutsubstanz" oder „Blutflüssigkeit" sagen soll, hat mit unserer Frage eigentlich wenig zu tun. Hier handelt es sich vielmehr darum, ob das hauptsächliche Exsudat der physogastren Termitophilen, welches Holmgren auch bei der Termitenkönigin gefunden hat, Blut ist oder ein Fettsekret im gewöhnlichen Sinne. Ich muss mich, auf Grund meiner Schnittserien, für ersteres entscheiden. Die interlakunäre, zwischen Hypodermis und Fettgewebe mächtig angesammelte Blutflüssigkeit ist es, die bei den *Orthogonius*-Larven durch die feinen Porenkanälchen der Kutikula, und bei *Xenogaster* durch eigene Filter der Hypodermis (Exsudatknospen) ausgeschieden wird. Dass die Körnchen in dieser Flüssigkeit zum Blutgewebe gehören, gibt auch Holmgren zu. Wir müssen daher folgerichtig diese Flüssigkeit selber als „Blut" bezeichnen, weil sonst zu diesen geformten Elementen des Blutes, welche den roten Blutkörperchen der höheren Tiere analog sind[4]), das flüssige Komplement fehlen würde. Allerdings stellt sich diese Blutflüssigkeit als ein Derivat, ein Produkt des Fettgewebes

4) Diese Analogie ist selbstverständlich nur eine sehr schwache, zumal bei den Arthropoden die Sauerstoffversorgung der Gewebe nicht durch das Zirkulationssystem, sondern durch das Tracheensystem, also gerade umgekehrt wie bei den Wirbeltieren, erfolgt. Bezüglich der Leukozyten dagegen ist die Analogie eine vollkommene.

dar, wie ich schon 1903 hervorhob. Besonders bei den *Orthogonius*-Larven konnte ich auf zahlreichen Schnitten sehen, wie die Ränder der Fettzellen sich allmählich auflösen und in jene Blutsubstanz übergehen. Das Fettgewebe ist hier also als Blutbildungsgewebe aufzufassen; aber deshalb dürfen wir doch das Exsudat, um das es sich hier handelt, nicht ein „Fettsekret" nennen, sondern — „Blutflüssigkeit". Und wenn man nach dem Exsudatgewebe fragt, welches jenes Exsudat liefert, so müssen wir nach der älteren Terminologie sagen: Das Blutgewebe ist hier das unmittelbare Exsudatgewebe, das Fettgewebe dagegen nur das mittelbare. Übrigens handelt es sich hier, wie ich nochmals hervorhebe, nicht um sachliche Verschiedenheiten zwischen meiner Ansicht und jener Holmgren's, sondern bloß um Verschiedenheiten der Ausdrucksweise, über die wir uns leicht werden verständigen können.

In recht sinnreicher Weise erklärt Holmgren (S. 194) die außerordentlich eifrige Beleckung der Termitenkönigin durch die Arbeiter und überhaupt die hochgradige Pflege, die ihr von letzteren zuteil wird, als eine Funktion der reichlichen Entwickelung ihrer Exsudatgewebe. Dies ist in der Tat ein neuer, der Symphilenkunde entsprungener Gesichtspunkt, welcher wohl auch für die Pflege der Königinnen bei den Ameisen und bei anderen geselligen Hymenopteren nicht ohne Bedeutung sein dürfte. Wenigstens wird man künftig jenes Element auch bei letzteren ins Auge fassen und auch hier das Exsudatgewebe näher erforschen müssen.

Originell ist auch die Beziehung, welche Holmgren (S. 199) zwischen dem „Exsudatverlangen" der Termiten und ihrem „Reinigungsbedürfnis" aufstellt. Er glaubt, dieselben hielten sich einander das Gleichgewicht und verhüteten dadurch, dass die Termiten bei ihrer naschhaften Beleckung, die auf Erlangung der Exsudate gerichtet ist, sich gegenseitig auffressen. Es scheint mir übrigens, dass der Geselligkeitstrieb als einer der Grundinstinkte der sozialen Insekten hier ebenfalls zu berücksichtigen ist. Derselbe Trieb dürfte wohl auch die Erklärung bieten für die gegenseitige Fütterung bei den Termiten, von welcher Holmgren glaubt, dass sie bei dem gegenwärtigen Stande der Forschung noch „ziemlich dunkel" sei. Diese Fütterung ist meines Erachtens nicht bloß ein Entgelt für die Annehmlichkeit, welche die gegenseitige Beleckung den Mitgliedern einer Termitenkolonie bereitet, sondern sie muss vor allem auf den Geselligkeits- und den Brutpflegetrieb zurückgeführt werden, auf denen ja auch der Symphilieinstinkt beruht, welcher die Fütterung und Pflege der „echten Gäste" bei diesen geselligen Insekten bewirkt. Gegenüber den fremden Tierarten, die als Gäste bei ihnen wohnen, ist allerdings die Fütterung aus dem Munde der Wirte gleichsam ein Tribut, der ihnen gezollt

wird für die angenehmen Exsudate, die sie den Wirten liefern. Aber die Erklärung dafür, weshalb dieser Tribut den Gästen geleistet wird, liegt auf seiten der Wirte nicht bloß in ihrem Exsudatverlangen, d. h. in ihrer Naschhaftigkeit, sondern auch in ihrem Geselligkeits- und Brutpflegetrieb, deren Betätigung auf jene fremden Wesen ausgedehnt wird, weil sie ihnen so angenehm sind. Auf seiten der Gäste dagegen liegt die Erklärung für ihre gastliche Fütterung hauptsächlich in ihrer aktiven Mimikry, d. h. in der instinktiven Nachahmung des Fühlerverkehrs der Wirte und namentlich der Aufforderung zur Fütterung. Dementsprechend machte ich schon 1895[5]) darauf aufmerksam, dass bei manchen physogastren termitophilen Aleocharinen, z. B. bei *Termitomorpha Meinerti*, die Kiefertaster auffallend stark entwickelt und denjenigen der Wirte sehr ähnlich sind, weil die Aufforderung zur Fütterung hier wahrscheinlich durch Palpenschläge (statt durch Fühlerschläge wie bei den Ameisen) erfolgt.

Dass Holmgren sich am Schlusse dieses Abschnittes für die von mir 1897 aufgestellte Amikalselektion ausspricht und dieselbe als Hauptfaktor für die Entstehung der verschiedenen Kasten im Termitenstaate verwendet, ist mir deshalb besonders interessant, weil Escherich, Dahl und manche andere Entwickelungstheoretiker sich bisher gegen jene Form der Selektion ablehnend verhalten haben[6]). Allerdings müssen wir, auf Grund der neuen Termitenstudien Holmgren's, den Begriff der Amikalselektion etwas erweitern, indem wir nicht bloß die Zucht und Pflege fremder Tierarten, die als „echte Gäste" bei den Ameisen und Termiten leben, unter diesen Begriff fassen, sondern auch die Zucht und Pflege der eigenen Familienglieder, insofern dieselbe durch das „Exsudatverlangen" jener geselligen Insekten bestimmt wird.

„Die Kastenbildung im Lichte der Exsudattheorie" (S. 200 ff.) ist ebenfalls ein sehr originelles Kapitel und reich an wichtigen neuen Fingerzeigen für die biologische Termitenforschung. Anknüpfend an die von Grassi und Sandias schon 1893 begründete Ansicht, dass die Differenzierung der Kasten im Termitenstaate hauptsächlich eine Wirkung der verschiedenen Ernährungsweise der Larven sei, bringt Holmgren die Verschiedenheiten der Brutpflege in Verbindung mit den verschiedenen Exsudaten der einzelnen Entwickelungsstadien. Abgesehen von der Differenzierung zwischen männlicher und weiblicher Geschlechtsanlage, die wir wohl als blastogen betrachten müssen, lässt sich in der Tat die Ent-

5) Die Myrmekophilen und Termitophilen, Leyden 1896 (Compt. Rend. III. Congr. Intern. Zool. p. 410—440).

6) Vgl. Über Wesen und Ursprung der Symphilie (Biol. Centralbl. 1910, Nr. 3—5).

wickelung der verschiedenen Kasten einer Termitenkolonie auf Grund von Modifikationen der Brutpflege am besten verstehen; und diese Modifikationen werden nach Holmgren durch die verschiedenen Exsudate der Pflegebefohlenen „ausgelöst", durch welche letztere ihre Ammen zu einer bestimmten Pflegeweise reizen. Auch die Nachzüchtung einer neuen Königin nach dem Verluste der alten, und die Erziehung neotener Geschlechtsindividuen lässt sich aus dem „Exsudatverlangen" der Termitenarbeiter recht gut erklären, wenn wir den Brutpflegeinstinkt als selbstverständliche Grundlage dabei voraussetzen.

Wenngleich manche Einzelheiten in Holmgren's Ansichten noch verschiedene Veränderungen erleiden werden, so glaube ich doch, dass seine neue „Exsudattheorie" zutreffend ist und einen wichtigen Fortschritt in der Termitenbiologie darstellt.

Die Abstammung der Termiten bespricht Holmgren im letzten (XIV.) Abschnitt seines Buches. Er hält die *Termitidae* für eine sehr alte Insektenordnung, welche ebenso wie die *Blattoidea* von den *Protoblattoidea* des Carbons abzuleiten sind, mit den Blattoideen aber keine direkten stammesgeschichtlichen Beziehungen haben. Er erwähnt hierbei auch (S. 212), dass ich bereits 1904 die australische Gattung *Mastotermes* wegen ihres Flügelgeäders als einen Kollektivtypus bezeichnet hatte, der noch manche Eigenschaften der gemeinschaftlichen Vorfahren von Termiten und Blattoideen bewahrt habe. Für diese Auffassung spricht auch Holmgren sich aus.

Die deutschen Zoologen werden Herrn Nils Holmgren besonderen Dank dafür wissen, dass er seine „Termitenstudien" in deutscher Sprache geschrieben hat, trotz der großen Mühe, welche ihm diese Arbeit augenscheinlich kostete. Die kleinen Sprachfehler, die dabei unterlaufen sind, wirken nirgendwo sinnstörend, und es wäre schade gewesen, wenn der Verfasser, um dieselben zu vermeiden, sein Buch in schwedischer Sprache abgefasst hätte. Wir haben ja an wissenschaftliche Arbeiten bei unserer Wertschätzung derselben nicht den Maßstab einer belletristischen Kritik anzulegen.

Die Leistungen des Gehirns bei den krebsartigen Tieren, besonders bei Cancer pagurus.

(Auszug.)[1])

Von **Hermann Jordan** (Tübingen).

Das niedere Metazoon, etwa eine Aktinie, zeichnet sich durch funktionelle Gleichberechtigung aller seiner, dem Nervenmuskel-

1) Siehe Pflüger's Archiv Bd. 131, p. 317—386.

system angehörenden Teile aus. Jedes Teilchen des Hautmuskelschlauches, mit Sinnesorganen, Muskeln und – zur Verbindung – mit sogen. Nervennetzen versehen, ist der vollen Reflexfunktion fähig. Aus dieser Reflexfunktion aber leiten sich alle übrigen Erscheinungen ab, die wir an solch niederem Tiere beobachten können.

Im Laufe der phylogenetischen Entwickelung kommt zu diesem Nervenmuskelsystem unterster Ordnung noch das Oberzentrum. Es entsteht wohl stets im Anschluss an die Hauptsinnesorgane. Dass, ganz allgemein, derartige Oberzentren eine Regulation ausüben müssen, ist verständlich genug: Sie empfangen die Eindrücke oder Reize der Hauptsinnesorgane, auf Grund deren ja die Bewegungen des Tieres beeinflusst werden sollen. Nicht das Geschehen innerhalb des Hirnes selbst, sondern diejenige Mechanik soll uns hier beschäftigen, durch die das Produkt dieses Geschehens, der „Impuls", das untergeordnete Nervenmuskelsystem zu beeinflussen vermag. Menschlich subjektiv ausgedrückt würde das Problem folgendermaßen lauten: Der Wille vermag den Ablauf der (mechanischen) Reflexe entscheidend zu beeinflussen (Willenshandlung). Wie ist die physiologische Mechanik beschaffen, durch welche der (Willens-) Impuls dies tut?

Ich habe nun früher[2]) gezeigt, dass z. B. bei den Schnecken die Erregbarkeit der Bewegungsmuskeln (wir beschränken uns auf diese Erscheinungsart) durch das „Cerebralganglion" quantitativ reguliert wird. Die bloße Gegenwart des Ganglions bedingt in allen Teilen der Muskulatur gleichmäßige Herabsetzung der Erregbarkeit. Entfernen wir nämlich das G. cerebrale, so findet eine wesentliche Steigerung dieser Erregbarkeit statt, und hierdurch werden auch die Bewegungen ausgiebiger, bei deren Zustandekommen übrigens das Gehirn durchaus entbehrlich ist: Eine enthirnte *Aplysia* schwimmt mit starkem Flossenschlage durch das Wasser, außerstande anzuhalten. Und wenn wir die nämliche Schnecke einseitig ihres Hirns berauben, so wird die enthirnte Seite schneller kriechen (oder schwimmen) als die normale – es wird Kreisbewegung nach der normalen Seite hin erfolgen.

Es leuchtet ein, wie durch abgestufte quantitative Beeinflussung der Erregbarkeit, das Hirn imstande sein muss, der Schnecke jede beliebige Art und Richtung der Lokomotion aufzuzwingen.

Nebenbei sei erwähnt (es dient uns diese Feststellung zur Vergleichung der Schnecken mit den Crustaceen), dass, obwohl das Cerebralganglion der Schnecken ein Hemmungszentrum ist, die von ihm zur Peripherie ziehenden Bahnen, auf Reiz, Muskelverkürzung erzeugen[3]).

2) Vgl. z. B. dies Centralblatt Bd. 26, 1906, p. 124—128 u. 143—158.

3) Bezüglich der Erklärung dieser Erscheinungen muss ich auf meine früheren Arbeiten verweisen.

Wie verhält sich dies alles nun bei den Crustaceen?

Vorab konnte ich zeigen, dass unsere, für die Schnecken gültige Erklärung der in Frage stehenden Erscheinungen für *Cancer pagurus* nicht anwendbar ist: Die Erregbarkeit eines irgendwie gereizten Beinmuskels ist von der Anwesenheit des Gehirns gar nicht abhängig[4]). Nun wissen wir aber durch eine Reihe älterer Untersuchungen, dass z. B. auch der Flusskrebs, einseitig enthirnt, Kreisbewegungen um die gesunde Seite ausführt. Bethe glaubte auch hier gesteigerte Erregbarkeit der operierten Seite (ausgiebigere und schnellere Bewegung der Beine) als Ursache dieser Abweichung vom geraden Gange annehmen zu müssen. Doch war bei Anwendung dieser Erklärungsweise folgende Schwierigkeit zu überwinden: Die Brachyuren (Krabben) sind „Seitengänger"; die Beine der einen Körperhälfte ziehen das Tier nach ihrer Seite, während die Beine der anderen Hälfte, diejenigen der ersten unterstützend, schieben. Quantitatives Übergewicht einer Seite kann hier nie Kreisgang bedingen, der jedoch von den entsprechend operierten Krabben (*Cancer pagurus*, *Carcinus maenas*) mit großer Regelmäßigkeit ausgeführt wird. Bethe sah nun, dass bei der Krabbe die hirnlosen Beine bei jener Kreisbewegung sich bewegten als führten sie einen Vorwärtsgang aus, während die normalen Beine ruhig bei ihrem Seitengange verharrten. Dass diese Kombination zur Kreisbewegung führen muss, ist verständlich[5]). Bethe entschloss sich, für beide Gruppen von Crustaceen durchaus verschiedene Erklärungen der Kreisbewegungen anzunehmen: für Macruren wie dargetan; bei den Krabben aber sprach er das Cerebralganglion als das Zentrum des normalen Seitenganges an; ohne dies Ganglion sei nur Vorwärtsgang möglich.

In eingehenderer Untersuchung habe ich mich mit der Frage beschäftigt: wie beeinflusst das Cerebralganglion von *Cancer pagurus* die ihm unterstellte lokomotorische Muskulatur, und wie sind die Kreisbewegungen zu erklären. Denn die Kreisbewegungen sind ja eine Folge des einseitigen Ausfalles der uns beschäftigenden Regulation, deren Wesen in eben diesen Kreisbewegungen zum Ausdrucke kommen muss.

1. Beeinflussung der Beinmuskulatur von seiten des Cerebralganglions. Richet und Biedermann fanden, dass Reizung einer Krebsschere (wenn die Elektroden z. B. am Scherennerven angebracht wurden) folgende Wirkung hat: Starke Ströme bedingen Scherenschluss, schwache Ströme hingegen Scherenöffnung.

4) Weitere Unterschiede zwischen Schnecken und *Cancer* siehe meine Publikation in Pflüger's Archiv.

5) Wir wollen uns hier und in Zukunft auf Betrachtung desjenigen Falles beschränken, dass die Beine der operierten Seite — wie meist — vorangehen. Der umgekehrte Fall, dass sie nämlich schieben, bietet übrigens keinerlei Besonderheiten.

Ich fand, dass dieser Satz sich in folgender Weise auf die Gangbeine übertragen lässt: Die Gelenke dieser Beine haben abwechselnd vertikal und horizontal liegende Achsen. Der Beugung (von oben nach unten) bei den Gelenken mit horizontaler Achse entspricht bei der anderen Gelenkkategorie eine Bewegung von hinten nach vorn. So finden wir denn, dass Reizung des Beinnerven oder des Bauchmarks mit starken Strömen Beugung zur Folge hat (von oben nach unten bezw. von hinten nach vorn). Anwendung schwacher Ströme bedingt Streckung (von unten nach oben bezw. von vorn nach hinten).

Der Einfluss, den auf diese Bewegung das Gehirn auszuüben vermag, basiert auf der Erscheinung, dass Reizung des Gehirns oder der von ihm ausgehenden Konnektive, genau die umgekehrte Wirkung hat, wie periphere Reizung. Am Hirn bedingen schwache Reize Beugung der Beine, starke Reize aber Streckung.

Es ist leicht zu verstehen, wie — etwa bei einem äußeren, reflektorisch wirkenden Reize — der vom Hirn kommende Impuls mit dem Peripherischen interferieren, und wie dadurch jene Regulation, vorab Reflexhemmung, herbeigeführt werden kann. Diese Interferenz konnte nachgewiesen und mit graphischer Methode festgelegt werden: Ein peripherischer Reiz bedingt Beugung eines Beingliedes. Nun elektrisieren wir das Gehirn, ohne die peripherische Reizung zu unterbrechen, und erhalten unmittelbar Streckung des Gliedes, der wieder Beugung folgt, wenn wir die Hirnreizung unterbrechen.

Ob wir mit Hilfe dieser Erscheinung unsere Frage beantworten können, kann nur ein Studium der Kreisbewegungen lehren: Sie kommen ja bei unseren Kurzschwänzern dadurch zustande, dass die hirnlosen Beine, im Gegensatz zu den im Seitengange verharrenden normalen, Vorwärtsgang ausführen. D. h. aber, die hirnlosen Beine greifen bei jedem Schritt weit nach vorn und nicht, wie in der Norm, nach außen. Das liegt daran, dass sich alle Gelenke in der Beugerichtung übermäßig krümmen: Die Gelenke mit Vertikalachse biegen sich unmittelbar nach vorn; aber diese Bewegung wird auch von den anderen Gelenken mit Horizontalachse unterstützt. Wenigstens von denjenigen unter ihnen, die dem distalen Ende des Beines genähert liegen. Ihre Achsen erscheinen nämlich durch die normale Torsion des Beines nicht rein horizontal gestellt, sondern derart geneigt, dass die zugehörigen Beinglieder nicht mit ihrer Unterkante, sondern mit ihrer Rückseite dem Boden aufliegen. Diese Beinglieder werden also in unserem Falle nach vorn-unten gebeugt[6]). Und im ganzen bedeutet also Beugung

6) Was die Unterschiede im Verhalten der vier Beine der operierten Seite untereinander betrifft, so muss auf die ausführliche Mitteilung verwiesen werden. Obiges

der Gelenke, den Ansatz zu einem Schritt im Vorwärtsgang. Dieser Ansatz aber, das Ausgreifen der Beine, das Gewinnen ihres Angriffspunktes bestimmt naturgemäß den ganzen Schritt.

Übermäßige „Beugung" aber können wir uns als jene rein peripherische Reizwirkung (vom Bauchmarke her) erklären, der die Gegenwirkung des Hirnreizes fehlt. Offenbar arbeitet das Zentralnervensystem dieser Tiere in der Regel mit Impulsen, die quantitativ unseren starken Reizen gleichzustellen sind, so dass der Impuls vom Bauchmark vornehmlich die Beuger, vom Hirn aber die Strecker zur Verkürzung bringt.

Wenn unsere Überlegung richtig ist, wenn wirklich ein einfacher, die Bahnen gleichmäßig durcheilender Hirnimpuls genügt, normalen Gang zu erzielen, so muss auch elektrische Reizung des vom Hirn ausgehenden Schlundkonnektivs diese Hirnwirkung zu ersetzen imstande sein.

Um dies zu untersuchen, wurde bei einer Anzahl Exemplaren von *Cancer pagurus* das Hirn einseitig (rechts) entfernt, das betreffende Konnektiv mit Elektroden versehen und der Panzer hierauf hermetisch verschlossen.

Die Tiere führen (ohne Reizung) die beschriebenen Kreisbewegungen aus, in unserem Falle nach links, im entgegengesetzten Sinne des Uhrzeigers. Reizen wir nun das enthirnte Schlundkonnektiv durch mittelstarke Ströme, so sehen wir, wie unmittelbar die zugehörigen Beine — anstatt wie bisher abnormal nach vorn — nach außen greifen[7]) und es kommt ein durchaus normaler Seitengang in gerader Linie zustande, wobei die Beine der operierten Seite stets voran gehen (ziehen).

Verstärken wir den Strom, so nimmt die durch ihn veranlasste Streckung überhand: Es erfolgt Kreisbewegung nach rechts, in der Richtung des Uhrzeigers, und in entgegengesetzter Richtung wie die Kreisbewegungen des ungereizten, rechtsseitig enthirnten Tieres.

Relativ schwache Ströme wirken der abnormen Beugung der Gelenke zwar entgegen, aber nicht hinreichend: Wir erhalten, wie ohne Konnektivreizung, Kreisgang nach links, doch sind die Bögen (je nach Stromstärke) wesentlich flacher als ohne Reizung.

Genug, wir können durch Abtönung der Stromstärke dem Tiere jedwede gewünschte Richtung aufzwingen, und die Annahme erscheint nicht allzukühn, dass wir mit diesem Versuche den Hirn-

bezieht sich vorab auf die beiden vorderen Beine, die beiden hinteren Beine verhalten sich aber prinzipiell gleich.

7) Dies nach außen greifen ist eben nichts anderes als die oben beschriebene Gelenkstreckung bei Gehirnreizung.

impuls ersetzt und ihn dadurch in seiner Wirkung ergründet haben [8]).

Wir müssen uns die in Frage stehende Mechanik wie folgt vorstellen: Selbstredend bedarf es an sich nicht eines Oberzentrums, um den peripherischen, vom Bauchmarke kommenden Reiz in zweckmäßiger Weise auf die einzelnen Muskelgruppen einwirken zu lassen. Der eigenartige, die Beuger bevorzugende Reizerfolg peripherischer, und seine Umkehrung bei Gehirnreizung hat vielmehr folgende Bedeutung: Das Oberzentrum vermag der einseitigen Leistung der Peripherie eine solche entgegenzustellen, die, im umgekehrten Sinne, ebenfalls einseitig ist (d. h. sie bevorzugt eine Muskelgruppe der Beine vor der anderen). Es ist dies der Gegensatz, der zwischen Steuer- und Bewegungsmechanismus stets bestehen muss. Durch ihn ist dieses Oberzentrum imstande, der Peripherie jedwede Bewegungsrichtung, sowie durch die von uns nachgewiesene Interferenz, einer besonders gearteten Hemmung, jedwede Bewegungsgröße aufzuzwingen [9]).

Zum Schluss sei auf den Unterschied hingewiesen, der zwischen der Hirnmechanik der Schnecken und derjenigen der Krebse besteht: Bei den Schnecken allgemeine quantitative Beeinflussung der Erregbarkeit aller Muskeln; bei den Crustaceen einseitige Erregung [10]) besonderer Muskelgruppen. Bei *Cancer pagurus* ist die bloße Gegenwart des Cerebralganglions für die Bewegung (Erregbarkeit) der Extremitäten bedeutungslos; es bedarf eines Impulses zur Regulation, den wir durch elektrische Reizung ersetzen können; bei den Schnecken macht sich der Einfluss des Cerebralganglions auf die Gesamtbeweglichkeit dauernd geltend, und wenn wir diesen Einfluss mit elektrischer Reizung nachzuahmen suchen, so erzielen wir genau den umgekehrten Effekt: Erregung anstatt Hemmung.

Eine Schnecke, die seitwärts ginge, würde nach einseitiger Enthirnung keine Kreisbewegungen ausführen, so wenig wie bei Brachyuren Reizbarkeitsunterschiede zur Erklärung ihres Kreisganges hinreichte. In dieser Tatsache aber dürfte der Schlüssel zum Verständnis des wesentlichen Unterschiedes zwischen den skizzierten Einrichtungen bei Schnecken und Krebsen zu finden sein: Mit der Erwerbung von Extremitäten, wie die Arthropoden sie besitzen, und die eine Bewegung in verschiedenem Sinne zulassen, wurde die rein quantitative Regulierung peripher präformierter

8) Die nämliche Erklärungsweise dürfte wohl auch für Macruren zutreffend sein.

9) Jede Erregung einer Muskelgruppe geht Hand in Hand mit der Hemmung (Erschlaffung) ihrer Antagonisten.

10) Die Spannung der Muskeln unterliegt allerdings einem dauernden Einflusse von seiten des Cerebralganglions; doch übermittelt dieses wohl nur die Einwirkung der Statocysten.

Bewegungen unzulänglich. Sie reicht eben nur bei reiner Vorwärtsbewegung hin, jede Richtungsänderung zu erzielen, ein Vermögen, das sich wohl stets bei einseitigem Ausfalle durch Kreisbewegung offenbart.

Im ganzen finden wir also bei Schnecken und Krebsen Gleiches ermöglicht, aber durch verschiedene Mittel, die sich der Verschiedenartigkeit der Organisation beider Tiergruppen angepasst haben.

Explanatory Remarks concerning the Normal Rate of Growth of an Individual and its Biochemical Significance.

By **T. Brailsford Robertson.**

(From the Rudolph Spreckel's Physiological Laboratory of the University of California.)

Recent publications by the author[1]) on the Normal Rate of Growth of an Individual and its Biochemical Significance have called forth certain criticisms which, although for the most part devoid of significance, are nevertheless such as might mislead those who lack technical knowledge of the questions at issue, — questions which are, for the most part, mathematical in character.

Enriques[2]) in a recent number of this journal, has devoted some space to pointing out that other formulae besides my formula $\log \frac{x}{A - x} = K(t - t_1)$ where x is the amount of growth after time t and A, K and t_1 are constants, might be applied to the growth of organisms with equal success. Hence, he argues that there is no reason why the formula which I suggest should be regarded as representing the growth of organisms rather than one of the other formulae which he quotes or suggests. He overlooks the well-known mathematical fact that any regular (non-discontinuous) plane curve can be represented with close approximation to accuracy by a great number of very different formulae[3]). Thus, for example, any continuous plane curve whatever can be represented to any desired order of accuracy by some formula of the type $y = a + bx + cx^2 + dx^3 + \ldots\ldots\ldots$, provided, only, that we include in our equation a sufficient number of terms. Hence, were we to carry out En-

1) T. Brailsford Robertson. „On the Normal Rate of Growth of an Individual, and its Biochemical Significance." Arch. f. Entwickelungsmech., 25 (1908), p. 581. — „Further Remarks on the Normal Rate of Growth of an Individual and its Biochemical Significance." Ibid. 26 (1908). p. 108.

2) Paolo Enriques. „Wachstum und seine analytische Darstellung". Biol. Centralbl., 29 (1909), p. 331.

3) Although this number is exceedingly small compared with the infinite number of formulae which will not represent a given curve.

riques' type of reasoning to its logical conclusion we should exclude quantitative evidence from natural science; for all quantitative evidence, depends, in ultimate analysis, upon the agreement between some theoretical formula connecting variables and the relationship between these variables which is actually observed, — but unquestionably the experimental relations could invariably be represented, within the order of accuracy of the observations, by other and quite different formulae. Thus, to quote a familiar example, Rudolphi's and van't Hoff's equations for the dependence of the dissociation of strong electrolytes upon their dilution are very different from one another, Rudolphi's being $\frac{\alpha^4}{(1-\alpha)^2\,V} = K$ where α is the degree of ionisation and V the volume in which one gramme-molecule of the substance is dissolved, while van't Hoff's equation is $\frac{\alpha^3}{(1-\alpha^2)\,V} = K^1$, where α and V have the same meaning as in Rudolphi's equation. Yet these equations yield equally good constants when applied to the same experimental determinations; which equation, therefore, should we prefer? At present there is no evident theoretical foundation for either equation, — they are „empirical" formulae. But if it should transpire that one of these formulae could be anticipated upon theoretical grounds, that is unquestionably the formula which we would prefer. To quote another example, when the experimental relation between the amount of material transformed (= x) and the time (= t) in a chemical reaction obeys the formula $\log \frac{a}{a-x} = Kt$, where a and K are constants, we conclude that only one molecule is undergoing transformation, because that is the relation which would be theoretically anticipated if only one molecule were engaged in the reaction; but, arguing from Enriques' standpoint, physical chemists have been mistaken in drawing this inference, because the experimental relations could certainly also be represented by the formula $x = a + bt + ct^2 + dt^3 + \ldots\ldots\ldots$, and there is no reason, or Enriques percieves no reason, for assigning preference to the one formula rather than to the other. Or, to quote yet another example, a limited portion of the curve $y = \log x$ can be represented by the formula $x = a + bx + cx^2 + dx^3$, and a still larger portion of the curve by the formula $y = a + bx + cx^2 + dx^3 + ex^4$ and so on, — from which we should conclude, following Enriques' type of argument, that we are not justified in assuming that a table of logarithms is really and truly a table of logarithms.

When a certain relation, subsisting between experimentally determinate variables, is deduced from theoretical considerations,

the relation thus predicted is only one among an infinite number of relations which might be written down haphazard. Among an enormous number of chance relations or formulae which might be written down, only one or two would be found to represent, even approximately, the experimental relations observed. If, therefore, a relation which is deduced from theoretical considerations represents even approximately the experimental relation, the probabilities are enormously in favour of the theoretical considerations being correct, since it is excessively unlikely that a formula chosen by chance will represent, even approximately, the given relation between the variables.

The degree of approximation to the experimental relations which we demand as evidence of the probability that our theoretical assumptions are valid depends upon the nature of the variables under consideration and upon the simplicity or complexity of the relations subsisting between them. Thus we demand a much greater precision of agreement between theory and experiment in an astronomical problem, where the variables are few and can be measured with the utmost precision, than in a biological problem, where the variables are many and diverse and can be measured only with approximate accuracy owing to the non-homogeneous character of our experimental material.

In a recent paper Pearl[4]) has raised the objection that in many of my comparisons between the theoretical and experimental curves of growth the experimentally determined curve lies to a greater extent on one than on the other side of the theoretical curve. This objection of Pearl's would be a perfectly valid one provided (I) that there were no systematic errors in the experimental determinations (II), that there were no disturbing factors such as deposition of fat, senile decay etc. and (III) that the constants of the theoretical curve were computed from the experimental determinations by the method of least squares. Not one of these conditions is, however, fulfilled in the present investigation, and Pearl's criticism is therefore deprived of its value. It is a complex and excessively tedious matter to compute constants in a transcendental equation by a least squares method and the computation, unless the experimental determinations attain the greatest precision, is a very uncertain one. Having regard to the innaccuracy which necessarily attaches to quantitative determinations upon living material, when these are not carried out in a strictly statistical manner upon an enormous number of individuals all under like conditions, it did not appear to me worth while to expend the amount of labour necessary to secure a probably fictitious

4) Raymond Pearl „Biometrics", The American Naturalist, 43 (1909), p. 302.

appearance of precision[5]). One instance to which Pearl points with emphasis is not chosen fairly. The instance in question is one (Table I in my first paper, cited above) in which the total deviation from theory is very large (642) when the observed ordinate is greater than the calculated ordinate and only small (19. 6) when the observed ordinate is less than the calculated ordinate. Pearl omits to mention, however, that 578 of these units of total deviation, when the observed ordinate is greater than the calculated, occur in a portion of the particular curve of growth under consideration to which, as is expressly stated in my paper, my equation does not apply. Possible reasons for this lack of agreement are adduced in the text accompanying my table; from Pearl's statement one would gather the impression that I regarded this part of the experimental curve as lending confirmation to the theory.

The remarks put forward above in relation to Enriques' criticisms also apply, it is needless to say, to the criticisms formulated by Pearl.

Towards the conclusion of his remarks concerning my publications Pearl states that „it would appear to be impossible to form any just and significant estimate, on the basis of the only kind of evidence which Robertson presents, namely the comparison of curves, as to the value of his theory as a general theory of growth . . . Can not evidence of another and more convincing kind than that adduced in the present papers be brought forward in its support?" Pearl has evidently overlooked Ostwald's paper

5) It may be mentioned, in passing, that Pearl cites, in his criticism, only those comparisons in my paper which utilise, as experimental data, the observations of Donaldson upon white rats and upon the growth of the brain in the frog. Pearl says „The tables which have been chosen as illustrations of the point under discussion have been taken in preference to others for two reasons; one that they were long tables, involving a fairly large number of ordinates, the other that the observational data in these tables were obtained by most careful and painstaking measuring and are absolutely trustworthy. On such data, if anywhere, a theoretical curve may fairly be expected to give good results." Without for a moment calling in question the accuracy of the measurements I nevertheless cannot agree with Pearl that „on such data, if anywhere, a theoretical curve may fairly be expected to give good results." We are dealing with living, that is to say with excessively variable material in other words, for example, the constants A, K und t, in the curve of growth differ widely in different individuals. No matter how precise our measurements may be, trustworthy results possessed of physico-chemical meaning can only be obtained if the determinations are performed upon a very large number of individuals so that the mean group of individuals can be accurately ascertained and the growth of the mean individual accurately followed. Now Donaldson's determinations were carried out upon only 19 individuals and the individual departures from the average weight frequently amounted to from 30 to 50% of the average! I consider that the determinations of the curve of growth in human beings, cited in my first paper, probably come most near to satisfying the requirements enumerated above, and in these, although the conditions are exceptionally complex, since there

in which he independently and almost simultaneously suggested the same theory of growth as the author and adduced much evidence of a qualitative kind in its support[6]). But, in addition, I contend that a comparison of curves, in the sense implied by Pearl, is not the only kind of evidence adduced in my papers. Perhaps the following recital of facts, which are quite independent of the existence or non-existence of algebraic identity between the theoretical curve of growth proposed by me and the curve of growth which has been experimentally determined, may assist in enlightening Pearl. The experiments of Peter[7]) and of Loeb[8]) upon the temperature-coefficient of Growth have shown that the velocity of growth is determined by the velocity of chemical reactions. Now the growth of an organism, as the results of a very large number of investigators have shown, undergoes, in the first part of a growth-cycle, positive acceleration and, later, negative acceleration with time; the curve of growth therefore possesses a point of inflexion. Now, as I have pointed out elsewhere[9]), only two groups of chemical reactions are known which display positive acceleration, — the one group consists of the autocatalysed reactions and the other of certain catenary reactions. But the curve expressing the extent of transformation with time, in a catenary reaction, is almost invariably markedly assymetric about its point of inflexion, whereas that expressing the extent of transformation with time in an autocatalytic reaction is symmetrical about its point of inflexion. Simple inspection of the numerous published curves of growth is sufficient to assure us that the curve of growth, in any given growth-cycle, is almost invariably notably symmetrical about its point of inflexion. We cannot, I think, avoid the conclusion, from these considerations alone, that the growth of living tissues and organisms is the expression of an autocatalysed chemical reaction.

---

are two or more catenary cycles of growth, the agreement between theory and experiment which are cited by Pearl. As regards Donaldson's determinations of the growth of the brain in Frogs, these measurements, as a cursory glance at Donaldson's paper will suffice to show, were subject to very considerable error.

6) Wo. Ostwald. „Über die zeitlichen Eigenschaften der Entwickelungsvorgänge." Vorträge und Aufsätze über Entwickelungsmechanik der Organismen. Herausgeg. von Wilh. Roux, Heft 5, Juli 1908.

7) Karl Peter. „Der Grad der Beschleunigung tierischer Entwickelung durch erhöhte Temperatur." Arch. f. Entwickelungsmech. 20 (1906), p. 130.

8) Jacques Loeb. „Über den Temperaturkoeffizienten für die Lebensdauer kaltblütiger Tiere und über die Ursache des natürlichen Todes." Arch. f. d. ges. Phys. 124 (1908), p. 411.

9) T. Brailsford Robertson. „Sur la dynamique chimique du systeme nerveux central." Arch. Internat. de Physiol. 6 (1908), p. 388.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Der Abonnementspreis für 24 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einsenden zu wollen.

Bd. XXX. 15. Mai 1910. № 10.

Inhalt: **Mereschkowsky**, Theorie der zwei Plasmaarten als Grundlage der Symbiogenesis, einer neuen Lehre von der Entstehung der Organismen (Fortsetzung). — **Loeb**, Über den autokatalytischen Charakter der Kernsynthese bei der Entwickelung. — **Hornyold**, Über die Funktion und Autotomie der gemmiformen (globiferen) Pedicellarien.

Theorie der zwei Plasmaarten als Grundlage der Symbiogenesis, einer neuen Lehre von der Entstehung der Organismen.

Von **Prof. Dr. C. Mereschkowsky.**

(Schluss).

Die Cyanophyceen.

Obgleich direkte Versuche über Assimilation des Kohlenstoffes durch die Cyanophyceen, soviel mir bekannt, nicht ausgeführt worden sind[79]), aber die Anwesenheit von Chlorophyll in ihnen und die Fähigkeit, Sauerstoff am Lichte zu produzieren, welche leicht durch die Bakterienmethode zu bestimmen ist, beweist zur Genüge, dass auch diese Organismen sich als autotrophe in Beziehung zur Assimilation des Kohlenstoffes zeigen.

Sind die Cyanophyceen auch autotroph in bezug auf die Assimilation des Stickstoffes?

Man hat viel Grund, zu glauben, dass sie ohne fertiges Eiweiß leben können, ihr Eiweiß selbst aus anorganischen Stoffen aufbauend. Darauf weist z. B. der Umstand hin, dass sie sich häufig in unge-

79) Kohl, F., Über die Organisation und Physiologie der Cyanophyceenzelle. 1903.

heurer Menge im offenen Meere vermehren, die rote oder gelbe Farbe des Meereswassers bedingend; aber im offenen Meere kann das Wasser schwerlich eine so große Menge stickstoffhaltiger organischer Stoffe enthalten. Wir besitzen übrigens direkte Versuche von Loew, welche zeigen, dass *Nostoc* Stickstoff assimilieren kann, als Quelle des Stickstoffes nur ein unorganisches Salz erhaltend; diese Cyanophycee vermehrte sich stark in 0,1 % Lösung von KNO_3.

Man hat sogar einigen Grund zu glauben, dass auch die Cyanophyceen, ähnlich den Bakterien und Pilzen, freien Stickstoff der Luft assimilieren können[81]). Darauf weist der Umstand, dass die Cyanophyceen sich in Wurzeln aller Cicadeen finden, auf denselben besondere korallenartige Auswüchse bildend. Diese Auswüchse kommen oft üppig auf die Oberfläche der Erde und die Gärtner vermeiden es sorgfältig, sie zu beschneiden, weil sie es als schädlich für die Pflanze ansehen, voraussetzend, dass die Wurzeln der Cicadeen vermittelst dieser Auswüchse atmen. Diese Erklärung ist natürlich nicht richtig, aber ihr Nutzen für die Pflanze augenscheinlich und Koch[82]) bemerkt dazu, „man geht wohl in der Annahme nicht fehl, daß sie auch mit der Stickstoffernährung der Pflanzen in Zusammenhang stehen", d. h. dass ihre Rolle den Pilzen der Mykorrhizen analog ist, indem sie in Bindung des freien Stickstoffes besteht.

Die Chromatophoren.

Dass die Chromatophoren die Fähigkeit haben, Kohlensäure zu assimilieren und aus diesem Gas und Wasser komplizierte Moleküle von organischen Stoffen und zwar Kohlehydraten — aufzubauen, ist eine bekannte Tatsache.

Weniger bekannt ist es, ob die Chromatophoren aus unorganischen Stoffen die noch komplizierteren Moleküle des Eiweißes aufbauen können. Es existieren nicht ganz stichhaltige Hinweise

---

80) Loew, O., Verhalten niederer Pilze gegen anorganische Stickstoffverbindungen. Biol. Centralbl., Bd. X, 1890, S. 591.

81) Siehe die Versuche von Bouilhac und Giustiniani (L'année biologique, 1903, S. 204), welche beweisen, dass *Nostoc* und *Anabaena* sich kräftig in einem Medium, welches ganz stickstofffrei ist, entwickeln können; den ihnen nötigen Stickstoff schöpfen sie aller Wahrscheinlichkeit nach aus der Luft. Leider war diese Cyanophyceenkultur nicht frei von Bakterien und deshalb ist es möglich, dass die Assimilation des Stickstoffes nicht nur von den Cyanophyceen, sondern auch von den Bakterien ausgeführt wurde, oder sogar nur von letzteren.

Schwerwiegendere Tatsachen gibt Beijerinck, nach welchem *Nostoc* und *Anabaena*, zwei Cyanophyceen, imstande sind, selbständig Stickstoff der Atmosphäre zu fixieren (Beijerinck, Centralbl. f. Bakteriol., Bd. VII, 1901, S. 562). Aber Czapek (Biochem. d. Pflanzen, Bd. II, S. 230) zählt auch diese Versuche, welche nicht von den nötigen Analysen unterstützt wurden, als ungenügend überzeugend.

82) Koch, A., Der Kreislauf des Stickstoffes, in Lafar, Handb. d. techn. Mykologie, Bd. III, Jena 1904, S. 64.

darauf, dass die Synthese des Eiweißes gerade in den Chromatophoren vor sich geht: dort, wo ihrer am meisten sind — wie in den Blättern —, zeigt sich auch Eiweiß, andererseits sehen wir, dass der Salpeter, welcher zum Aufbau der Eiweißmoleküle dient und welcher leicht in der ganzen Pflanze nachgewiesen werden kann, plötzlich in den Blättern, wo der Salpeter zum Aufbau des Eiweißes assimiliert werden muss, verschwindet. Und gleichzeitig vergrößert sich in den Blättern die Eiweißmenge. Endlich, wie es Sachs[83]) zuerst gezeigt hat, gehen die Proteinstoffe aus den Blättern, und in ihnen bilden sich hauptsächlich auch die Amide, welche als der erste Schritt zur Bildung von Eiweißstoffen erscheinen. Und so weist alles darauf hin, dass die Bildung des Eiweißes in den Blättern Platz hat, aber in den Blättern ist auch am meisten Chlorophyll vorhanden, in den Zellen des Blattes sind hauptsächlich die Chromatophoren konzentriert[84]). Alles das gibt uns einigen Grund auf die Frage, „können die Chromatophoren Eiweißmoleküle aufbauen?" — in bejahendem Sinne zu antworten.

Diese Frage musste nun aber nicht in der Weise gestellt werden, wie sie oben gestellt wurde; richtiger wäre es, dieselbe auf folgende Art zu stellen:

Wer vollführt in der Pflanzenzelle die Synthese des Eiweißes, sind es die Chromatophoren (Mykoplasma), oder ist es das Cytoplasma der Zelle (Amöboplasma)? Es ist nun gar keine schwierige Aufgabe, auf solch eine Frage eine entscheidende Antwort zu geben; wir hätten nur aus der Pflanzenzelle, welche die Synthese des Eiweißes aus unorganischen Substanzen herstellt, die Chromatophoren zu entfernen und zu beobachten, ob dann die Zelle diese Synthese weiter fortsetzen wird oder nicht. Wenn sie nach dieser Operation nicht imstande ist, es weiter zu machen, so besitzt nicht das Cytoplasma die Fähigkeit, Eiweiß aus Salzen und Gase aufzubauen, sondern diese Fähigkeit kommt nur den Chromatophoren zu.

Aber wie könnte man eine so delikate Operation, wie das Entfernen der Chromatophoren aus der lebenden Zelle ausführen, ohne diese Zelle selbst zu schädigen? Und ist überhaupt ein derartiges Experiment möglich?

Es zeigt sich nun, dass so was möglich ist. Solch ein Experiment wurde schon längst und mit unnachahmlicher Kunst vom größten aller Experimentatoren, dessen Namen die Natur ist, ausgeführt.

---

83) Sachs, J., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, Leipzig 1882. — Siehe auch Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie, Leipzig, Bd. I, 1897, S. 402, und Czapek, F., Biochem. d. Pflanzen, Bd. II, Jena 1905, S. 211.

84) Wenn sich in den Pflanzenwurzeln auch Eiweißstoffe bilden und dabei augenscheinlich nur aus Amiden, so haben ja die Wurzeln auch Plastiden.

Es gibt einige Diatomeen, welche zur Gattung *Nitzschia* gehören, wie z. B. *N. leucosigma* Benecke und *N. putrida* Benecke[85]), welche unter dem Einflusse des Lebens in schmutzigem Wasser, welches organische Stoffe gelöst enthält, ihr Endochrom verloren haben und es so gründlich verloren haben, dass man dieselben mit keinen Mitteln restaurieren kann. Den Verlust des Endochroms kann man auch bei vielen anderen Diatomeen erreichen, indem man sie in Lösungen, welche organische Stoffe enthalten, kultiviert, aber dabei bleiben, wie Karsten[86]) gezeigt hat, Reste von Chromatophoren, entweder als farblose Plättchen oder in Form von farbigen, aber sehr kleinen Körperchen übrig. Diese reduzierten Chromatophoren nehmen, bei Kultivierung der Diatomeen in einer Lösung, welche nur unorganische Stoffe enthält, wieder ihre frühere normale Größe und Form an. — Dies geschieht aber nicht mit *Nitzschia putrida*. Hier wirkte der Einfluss der organischen Nahrung, d. h. der Einfluss der heterotrophischen Nahrung, so lange Zeit, dass sich aus den farbigen Diatomeen eine besondere farblose Art entwickeln konnte, bei welcher jede Spur von Chromatophoren für immer verschwunden war und darum können die Chromatophoren unter keiner Bedingung wieder hergestellt werden.

Die Natur hat für uns ein Experiment gemacht, welches wir nicht imstande wären, selbst zu machen: sie nahm aus den Zellen die Chromatophoren so vorsichtig heraus, dass die Zelle selbst dabei gar nicht verletzt wurde.

Es bleibt uns nur diese Zelle mit dem unverletzten, normalen Amöboplasma, welches in sich kein Mykoplasma mehr in Form von Chromatophoren enthält, in einer Flüssigkeit, welche nur unorganische Stoffe enthält, zu kultivieren und zu sehen, ob die Zelle jetzt imstande ist, Eiweiß aus unorganischen Stoffen zu produzieren, d. h. ob sie unter solchen Bedingungen leben und sich vermehren kann oder nicht.

Das ist nun von Karsten gemacht worden, obschon dieser Autor gar nicht die Aufgabe im Auge hatte, welche uns hier interessiert. Und was zeigte sich? „In reinem Meerwasser gingen die Individuen stets bereits innerhalb 24 Stunden zugrunde. Dagegen hielten sie sich auch in schwächeren Nährlösungen, die Traubenzucker, Asparagin, Glykokoll, Pepton, Glyzerin enthielten, im Licht wie im Dunkeln ganz gut und zeigten mehr oder weniger lebhafte Bewegungen[87])."

85) Benecke, W., Über farblose Diatomeen der Kieler Föhrde. Pringsheim's Jahrb. f. wissensch. Botanik, Bd. 35, 1900, S. 536.

86) Karsten, G., Über farblose Diatomeen. Flora oder allgem. botan. Ztg., Bd. 89, 1901, S. 404.

87) Karsten, G., Über farblose Diatomeen. Flora oder allgem. botan. Ztg., Bd. 89, 1901, S. 426.

Aus diesen Versuchen, deren wichtige Bedeutung augenscheinlich Karsten selbst entgangen war, wird es klar, welcher Teil der Zelle der Diatomeen es eben ist, der die Synthese des Eiweißes aus unorganischen Stoffen vollführt: diese Funktion kommt ausschließlich nur den Chromatophoren zu[88]). Das Amöboplasma der Diatomeenzelle ist dazu nicht fähig; sie kommt vor Hunger um, wenn man ihr nicht fertige organische Stoffe gibt[89]).

Auf diese Weise können wir folgende Formel aufstellen:

Diatomeen—Chromatophoren = Tiere

und davon

Tiere + Chromatophoren = Pflanzen.

So sehen wir denn, dass auf dem ganzen Gebiete des Mykoidenreiches, wie bei den freilebenden Vertretern — Bakterien, Pilzen, Cyanophyceen —, ebenso auch bei den symbiotisch lebenden Vertretern (Chromatophoren) uns zahlreiche Beispiele der autotrophen Ernährung vorliegen, d. h. der Fähigkeit des mykoiden Plasmas, komplizierte organische Stoffe aus einfachen unorganischen Körpern aufzubauen. Und wenn wir gleichzeitig nicht ein einziges ähnliches Beispiel unter den aus Amöboplasma gebauten Organismen sehen, so schließen wir eben mit Recht, dass beide Plasmas, das Mykoplasma und das Amöboplasma grundverschieden voneinander sein müssen, dass das Reich der Mykoiden aus einem ganz anderen Plasma gebaut ist als das Tierreich und das Pflanzenreich.

V. Die Bewegung.

Das Amöboplasma besitzt die Fähigkeit, sich aktiv zu bewegen, entweder in Form von amöbenartigen Formveränderungen oder in

88) Dieses ist eben so klar und unzweifelhaft, wie folgender Versuch es wäre: nehmen wir an, wir haben ein beleuchtetes Zimmer, in welchem auf dem Tische eine Lampe brennt; wenn wir die Lampe aus dem Zimmer forttragen und das Zimmer vollständig in Finsternis gehüllt ist und wenn wir diesen Versuch mit demselben Resultate mehrere Male wiederholen, so haben wir natürlich das Recht, zu behaupten, dass das Licht im Zimmer von der Lampe ausgeht. Dieser Schluss wird unbedingt richtig sein und genau in demselben Grade zeigt sich der Schluss aus den Versuchen Karsten's richtig und unzweifelhaft, dass die Assimilation des Eiweißes bei den Diatomeen durch ihre Chromatophoren und nur durch diese vollbracht wird. Aber wenn die Chromatophoren solch eine Rolle bei den Diatomeen spielen, so müssen sie natürlich dieselbe Rolle auch bei allen anderen Pflanzen spielen. — Auf diese Weise haben wir jetzt einen direkten Beweis, dass die Synthese des Eiweißes in den Pflanzen in den Chromatophoren vorgeht.

89) Leider hat Karsten nicht den Versuch angestellt, *Nitzschia putrida* in einer Lösung, welche unorganische Salze und irgendeinen Kohlenwasserstoff, z. B. Zucker, enthielt, zu kultivieren. Dann wäre noch eine zweite Frage gelöst: Kann eine Diatomee, welche ihren Endochrom verloren hat, wie ein Pilz leben, d. h. sein Eiweiß aus unorganischen Stoffen bauen, eine fertige organische Quelle für Kohlenstoff erhaltend. Es wäre im höchsten Grade interessant, einen ähnlichen Versuch auszuführen.

Form von Muskelkontraktionen; auch bildet häufig das Amöboplasma pulsierende Vakuolen. Das Mykoplasma ist vollständig unfähig zur amöbenartigen Bewegung und bildet nie pulsierende Vakuolen.

Von Tieren ist hier nicht die Rede, da ihre Fähigkeit zur Bewegung von alters her als unterscheidende Eigentümlichkeit des Tierreichs vor dem Pflanzenreiche angesehen wurde. — Aber auch unter den Pflanzen sind die Bewegungen verbreiteter als man gewöhnlich denkt und das Plasma der Pflanzenzelle bewegt sich oft innerhalb der Zelle ganz nach Art einer Amöbe oder eines Wurzelfüßers. Die amöbenartige Bewegung des Plasmas kann man z. B. bei den Diatomeen beobachten, wo es die Ursache der Ortsveränderung der Alge ist, weiter bei den grünen Algen aus den Gruppen *Siphonales* und *Siphonocladales*; so ist z. B. bei der großen einzelligen, aber vielkernigen Alge *Caulerpa* die ganze innere Zone von Protoplasmasträngen durchzogen und in diesen letzteren bemerkt man sichtbare Strömungen des Protoplasmas. Sehr leicht kann man auch die Bewegung des Protoplasmas bei den Phycomyceten beobachten, welche, wie jetzt von allen anerkannt ist, nicht Pilze, sondern sich entfärbt habende Algen sind. Besonders bequem ist die Bewegung bei *Saprolegnia* zu beobachten. Bei einem anderen Phycomyceten, *Monoblepharis*, besitzen die Spermatozoiden amöbenartige Bewegung, sie kriechen ganz wie kleine Amöben auf den Oogonien umher. Bei der grünen Alge *Draparnaldia* sind die Gameten anfangs mit Geißelfäden versehen, sie verlieren dieselben aber schließlich und ihre weitere Annäherung und Kopulation geht mit Hilfe von amöbenartigen Bewegungen vor sich. Bei den Characeen ist die Kreisbewegung des Plasmas eine der interessantesten Erscheinungen, welche man unter dem Mikroskope beobachten kann. Aber auch bei den höheren Blütenpflanzen bilden die Bewegungen des Protoplasmas kreisförmige, wie bei der *Valisneria spiralis* und *Hydrocharis*, oder strömende, wie in den Härchen auf den Staubfäden von *Tradescantia virginica*, auf der Nessel, dem Kürbis u. s. w. eine ganz verbreitete Erscheinung[90]).

Hierbei muss man im Auge behalten, dass die Bewegung des Protoplasmas in den Pflanzenzellen zweifacher Art ist: primäre

90) Siehe hinsichtlich dieser Frage Wigand, Botan. Hefte, Forsch. a. d. botan. Garten zu Marburg. 1. Heft, 1885, wo alle bekannten Fälle von Bewegung des Plasmas in Pflanzenzellen zusammengestellt und klassifiziert sind.

Die von Keller ausgesprochene Ansicht in bezug darauf, dass alle Bewegungen des Plasmas in den Pflanzenzellen zu den sekundären Bewegungen gehören, d. h. durch Zerreißung der Gewebe und Verletzung hervorgerufen sind, erscheint ohne Zweifel als übertrieben und einseitig. Für unseren Zweck hat übrigens diese Frage keine Bedeutung. Für uns ist nur wichtig zu wissen, hat das Plasma überhaupt eine amöbenartige Bewegung, welcher Art es auch sei, primärer oder sekundärer.

oder beständige, d. h. solche, welche normalerweise in jeder unbeschädigten Zelle besteht und sekundäre, welche nur unter der Wirkung irgendwelcher äußerer Einflüsse auftritt, z. B. bei Anfertigung eines Schnittes oder unter der Einwirkung starker Veränderungen der Luft- und Temperaturbedingungen. Und wenn man auch diese Bewegung des anormal erregten Plasmas, welches sich unter gewöhnlichen Bedingungen in Ruhe befindet, in Betracht zieht, so ist die Anzahl der Fälle von amöbenartiger Bewegung des Pflanzenplasmas eine gerade ungeheurre.

Außer der amöboiden Bewegung und den Muskelkontraktionen, welche von den ersten abgeleitet werden können, besitzt das Amöboplasma noch eine sehr eigentümliche Bewegung, die sich als kontraktile Vakuolen kundgibt. Fälle, in welchen solche Vakuolen bei niederen Tieren vorkommen, sind allgemein bekannt. Aber auch unter niederen Pflanzen sind sie sehr verbreitet, nämlich in ihrem beweglichen Zustande — in Zoosporen und Gameten. Bei den höheren Tieren und Pflanzen verschwinden die kontraktilen Vakuolen; bei den ersteren, weil zur Ausscheidung der Zerfallprodukte verschiedene komplizierte Apparate in Tätigkeit treten, bei der zweiten infolgedessen, dass sich auf der Oberfläche der Zellen eine Zelluloseschicht bildet, welche von außen das Plasma fest einhüllt und das Funktionieren ähnlicher Organe der Ausscheidung unmöglich macht.

Sehen wir jetzt, wie die Dinge im Reiche der Mykoiden stehen.

Die Pilze haben ein vollständig unbewegliches Plasma, es sind keine Spuren von amöbenartiger Bewegung vorhanden und ebenso sind nie in ihr kontraktile Vakuolen bemerkbar.

Wenn irgendwelche Bewegungen innerhalb der Hyphen der echten Pilze beobachtet wurden, so scheinen diese Bewegungen, wie es Ternetz[92]) sehr wahrscheinlich gemacht hat, keine aktiven, den Bewegungen des amöboiden Plasmas ähnliche, sondern passive, bedingt durch den Zustand des Turgors in den Zellen, zu sein. Entsprechend diesem ist ihr Charakter auch ein ganz anderer, als der Charakter der amöboiden Bewegungen in den Pflanzenzellen, hier drängt sich die ganze Masse des Protoplasmas ähnlich wie

91) Hauptfleisch sagt: Die Strömung des Plasmas ist also in allen Gewebeformen vorhanden, sie fehlt in keiner (Hauptfleisch, P., Untersuchungen über die Strömung des Protoplasmas in behäuteten Zellen. Pringsh. Jahrb. f. wissensch. Botan., Bd. XXIV, 1892, S. 185).

92) Ternetz, Ch., Protoplasmabewegung und Fruchtkörperbildung bei *Ascophanus corneus* Pers. Pringsh. Jahrb. f. wissensch. Botan., Bd. XXXV, 1900, S. 273. Ähnliche Bewegungen beobachtete Woronin an einem anderen Ascomyceten (*Ascobolus pulcherrimus* (Woronin, M., Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze, II. Reihe).

Ähnliche Bewegungen passiven Charakters beobachtete Arthur bei *Rhizopus nigricans* (Arthur, J., Annals of Botany, Bd. XI, 1897).

Ebbe und Flut, bald in eine Richtung, bald wieder in die andere zurück[93]).

Die Cyanophyceen[94]) besitzen auch durchaus keine Bewegung des Plasmas, ebenso wie dieselben den Chromatophoren[95]) mangelt. — Auch haben weder die einen noch die anderen kontraktile Vakuolen.

Was die Bakterien anbelangt, so haben dieselben ebenfalls keine Spur von amöbenartiger Bewegung und die kontraktilen Vakuolen mangeln ihnen gänzlich.

Viele Bakterien bewegen sich aber als Ganzes mit Hilfe der Geißelfäden. Auf den ersten Blick unterscheiden sich diese Bewegungen gar nicht von ähnlichen Bewegungen der Zoosporen, Infusorien oder Spermatozoiden. Wenn man aber aufmerksamer hinsieht, so kann man sehr wichtige und wesentliche Unterschiede zwischen den Geißelfäden der Bakterien und den Geißelfäden der Amöboiden finden.

Die Geißelfäden der Amöboiden können als veränderte Filipodien, d. h. als dünne, fadenförmige Pseudopodien der Wurzelfüßer, Heliozoa und Radiolarien betrachtet werden[96]). Bei der Mehrzahl der Filipodien und bei allen typischen Geißelfäden des flimmernden Epithels existiert eine festere Zentralachse, welche sich

---

93) In bezug darauf, dass man in der Literatur bisweilen ausführliche Beschreibungen der amöboiden Bewegungen bei Pilzen begegnet, begründet auf Missverständnisse ist es unumgänglich, wegen dieser Hinweise an Hoffmann zu erinnern. „Das Plasma der Sporen und der Keimfäden ist kontraktil und beweglich wie tierische Sarcode. Beides ist freilich nicht unmittelbar sichtbar, denn die Bewegung ist noch weit langsamer als die eines Uhrzeigers; aber nach einigen Stunden schon sieht man, wie das Plasma, mit der Verlängerung des Fadens vorwärtsschreitend, die vorhin noch von ihm erfüllten Teile des Fadens oft in integro (z. B. bei *Agaricus Oreades*) verlassen hat. Die Bewegung ist als fließend zu bezeichnen" (Hoffmann, H., Untersuchungen über die Keimung der Pilzsporen. Pringsh. Jahrb. f. wissenschaftl. Botan., Bd. II, 1860, S. 318).

Aus dieser Beschreibung wird es klar, dass wir es in gegebenem Falle mit Wachstum, aber gar nicht mit amöboider Bewegung zu tun haben. Das Plasma der Pilze wächst, aber bewegt sich nicht „wie tierische Sarcode".

94) Bei einigen fadenförmigen Cyanophyceen, z. B. bei *Oscillaria*, *Beggiatoa* und *Spirochaete* (die beiden letzten Formen zähle ich nicht zu den Bakterien, obschon sie farblos sind; es sind farblos gewordene Cyanophyceen) bemerkt man eine Bewegung des ganzen Fadens, eine vorwärtsgehende und eine rückschreitende, welche, wie es scheint, bedingt sind von der Schleimproduktion auf der Oberfläche der Fäden; außerdem beobachtet man aber noch eine schlangenförmige Bewegung, deren Ursache vollständig unbekannt bleibt.

95) Die Veränderung der Form bei den Chromatophoren sind sehr bedeutende und gehen bisweilen, wie z. B. bei der Teilung der Diatomeen, verhältnismäßig sehr schnell vor sich, aber auch hier haben wir es mit einer Wachstumserscheinung oder Teilung zu tun, aber nicht mit echter amöboider Bewegung, da die Veränderung der Konturen immerhin äußerst langsam vor sich geht und sehr passiven Charakter hat. Senn's Beobachtungen widersprechen diesem Satze meiner Meinung nach nicht.

96) Gurwitsch, A., Morphologie und Biologie der Zelle. Jena 1904, S. 38 ff.

ins Innere des Protoplasmakörpers in der Zelle fortsetzt, entweder im Kern oder in irgendeinem festen, sich stark färbenden Körper endend. Belajeff[97]) hat bewiesen, dass die Geißelfäden bei den Spermatozoiden der Wasserfarne an ihrer Basis in dunkelgefärbte Körper übergehen, die Webber zuerst Blepharoplasten nannte und welche, wie Belajeff gezeigt hat, von Centrosomen abgeleitet werden können. Zu dieser Anschauung neigt auch Ikeno[98]), welcher dieses in bezug auf Cycadeen bewies, in letzter Zeit aber auch in bezug der Lebermoose (*Marchantia*) feststellte. — Bei der *Marchantia* bleibt bei der Teilung der Zelle des Anteridiums, das Centrosom nach Verschwinden der Spindel und bildet die Geißelfäden der Spermatozoiden, und dasselbe wurde mit großer Deutlichkeit für die Zoosporen der Myxomyceten von zwei Beobachtern Plenge und E. Jahn[99]) bewiesen. Bei der Teilung des Zellkernes bei den Zoosporen zeigen sich auf den Spitzen der Spindel Centrosomen und nach der Teilung entlässt jede Centrosome einen Geißelfaden, welcher mit dem Kern durch die entsprechende Hälfte der Spindel verbunden bleibt.

Wenn man sich vergegenwärtigt, dass bei den Spermatozoiden der verschiedenartigsten Tiere (Mensch, Ratte, Salamander, Schmetterling, Helix) die Achse des Spermatozoidenfadens aus der Centrosome (richtiger aus der Centriole)[100]) entspringt, dass weiter der Achsenteil des Pseudopodiums bei den Protozoen *Acantocystis*, *Raphidiophris* und *Actinolophus* aus dem zentralen, stark gefärbten Zellkern entspringen, dass bei *Camptonema nutans* jedes Pseudopodium langsam flimmernd wie ein Geißelfaden im Inneren des Körpers mit einem besonderen Körperchen endet[101]), zuletzt, dass wie die Geißelfäden der Infusorien so auch die Geißelfäden der flimmernden Epithelien aller Tiere, ohne Ausschluss der Wirbeltiere, im Innern der Zelle mit einem ähnlichen Körperchen endigen[102]),

97) Belajeff, W., Über die Centrosome in den spermatogenen Zellen. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch., Bd. 17, 1899.

98) Ikeno, S., Die Spermatogenese von *Marchantia polymorpha*. Beihefte zum botan. Centralbl., Bd. XV, 1903. Siehe ebenso: Die Blepharoplasten im Pflanzenreiche. Biolog. Centralbl., Bd. XXIV, 1905. — Von verschiedenen Beobachtern wurde die Gegenwart von Centrosomen bei den Lebermoosen geleugnet (Miyake, Escoyez u. a.), da aber in letzter Zeit von v. Leeuven-Reijnwann (v. Leeuven-Reijnwann, W. et J., Über die Spermatogenese der Moose (Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch., Bd. XXVI—a, 1908, S. 301) ihre Anwesenheit bei *Fegatella*, *Pellia* und *Mnium* wieder bestätigt haben und das mit einer Deutlichkeit, die nichts zu wünschen übrig lässt, so hat man keinen Grund mehr, diese Tatsache zu bezweifeln.

99) Jahn, E., Myxomycetenstudien. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch., Bd. 22, 1904, S. 84.

100) Häcker, V., Praxis und Theorie der Zellen und Befruchtungslehre. Jena 1899.

101) Gurwitsch, A., Morphologie und Biologie der Zelle. Jena 1904, S. 45.

102) Gurwitsch, A., l. c., S. 64, Fig. 30, S. 93, Fig. 43.

so wird es wohl kaum ein Fehler sein zu sagen, dass solch ein Bau als allgemeine Regel erscheint, d. h. dass überhaupt die Geißelfäden bei den Amöboiden sich in enger Verbindung mit dem Centrosom befinden; in jedem Falle kann man behaupten, dass die Geißelfäden mit ihrer Basis mit dem sogen. Basalkörperchen verbunden sind, welcher aller Wahrscheinlichkeit nach vom Centrosom entspringt[103]).

Nichts derartiges beobachtet man bei den Bakterien, bei welchen die Geißelfäden die unmittelbare Verlängerung der Außenhülle des Körpers vorstellen. Statt dessen bemerkt man bei den Bakterien die sonderbare Erscheinung, welche Fischer[104]) konstatierte, dass wenn man vermittelst Plasmolyse die Außenhülle vom Körper trennt, die auf dieser abgeteilten Außenhülle sitzenden Geißelfäden fortfahren, sich wie früher zu bewegen und dadurch bewegt sich auch die Bakterie selbst. Nichts derartiges wird bei den Amöboiden, d. h. bei Tieren und Pflanzen beobachtet.

Auf diese Weise bemerkt man in der Art der Bewegung der Geißelfäden einen tiefen und wesentlichen Unterschied zwischen Mykoidei und Amöboidei: das Prinzip selbst, von welchem die Bewegung ausgeht, ist augenscheinlich in beiden Fällen ein ganz anderes.

Doch die Bewegung mit Hilfe der Geißelfäden ganz beiseite lassend, können wir uns aus den in diesem Kapitel angeführten Tatsachen überzeugen, dass, während bei den Tieren und Pflanzen überall die Fähigkeit des Plasmas zur amöboiden Bewegung bemerkt wird und bei vielen von ihren Vertretern kontraktile Vakuolen vorhanden sind, nicht ein einziger Vertreter des Mykoidenreiches weder eine Spur amöboider Bewegung noch kontraktile Vakuolen hat. Das Plasma der ersteren ist im hohen Grade beweglich, das der letzteren unbeweglich. Aber das weist wieder darauf hin, dass zwischen dem Amöboplasma und Mykoplasma ein tiefer und wesentlicher Unterschied im Baue vorhanden sein muss.

VI. Chemische Zusammensetzung.

Auch in der chemischen Zusammensetzung bemerkt man augenscheinlich einen wesentlichen Unterschied zwischen Mykoplasma

103) Man hat nicht wenige der allerbegründetsten Hinweise darauf, dass die Basalkörperchen aus dem Centrosom entspringen, obgleich in letzter Zeit Arbeiten erschienen sind, welche scheinbar die selbständige Entstehung dieses Körpers beweisen. So beweist es Wallengren in bezug der Flimmerepithelien der *Lamellibranchiata* (Wallengren, H., Zur Kenntnis der Flimmerzellen, Zeitschr. f. allgem. Physiologie, Bd. V, 1905, S. 357). Im gegebenen Falle aber, in Anbetracht der äußersten Kleinheit der Centriolen und ihrer Unbeständigkeit in bezug auf ihre Färbbarkeit haben die positiven Hindeutungen mehr Bedeutung als die negativen.

104) Fischer, A., Vorlesungen über Bakterien. Jena 1903.

und Amöboplasma. — In dieser Richtung stoßen wir aber auf große Schwierigkeiten, bedingt durch Abwesenheit genügender Tatsachen zur vollständigen Aufklärung dieser Frage. Das findet seinen Grund darin, dass keiner bis jetzt die Existenz zweier Plasmaarten im Auge haben konnte, und deshalb ist es nicht verwunderlich, dass spezielle Beobachtungen, die auf die uns hier interessierenden Fragen antworten könnten, nur zufällig bei Lösung ganz anderer Aufgaben gemacht werden konnten. Wie J. Reinke[105]) vollständig richtig bemerkt: „Bevor ein Problem nicht erkannt ist, kann es auch nicht bearbeitet werden." Daher auch die große Bedeutung jeder, sogar der fehlgeschlagenen wissenschaftlichen Hypothesen und Theorien — dieser größten Sporne wissenschaftlichen Fortschrittes.

Nichtsdestoweniger, abgesehen von den spärlichen Tatsachen, kann man, wenn auch nicht mit voller Klarheit, so doch gewissermaßen ziemlich deutlich recht wesentliche Unterschiede zwischen der chemischen Zusammensetzung beider Plasmaarten bemerken. Augenscheinlich ist das Mykoplasma reicher an Phosphor als das Amöboplasma. Darauf weisen folgende Tatsachen hin, welche von mir aus den Analysen verschiedener Aschenarten von Tieren und Pflanzen, die in großer Anzahl im Werke von Wolff's[106]) „Aschenanalysen" gesammelt sind, benutzt wurden.

Nehmen wir vor alllem die Tatsachen, welche über die Pilze dort angeführt sind. Aus diesen ergibt sich, dass der Gehalt an P_2O_5 in der Asche verglichen mit Pflanzen ein sehr hoher ist. Wenn man den Prozentsatz des Gehalts an Phosphorsäure in der Asche gewöhnlicher Pflanzen, angefangen mit den Algen und endigend mit den höheren Pflanzen, die in der linken Rubrik angeführt sind, mit denselben Daten in bezug auf die Pilze vergleicht, so ist der Unterschied, wie man sieht, ein ungeheurer:

Pflanzen.		Pilze[107]).	
Fucus vesiculosus (8)[108]) . . .	2,89	Sphacelia segetum	15,44
„ serratus (3)	2,96	Dito auf Roggen	58,66
„ nodosus (3)	1,67	„ „ „	53,88
Laminaria digitata (6)	2,91	„ „ Gerste	43,60

105) Reinke, J., Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch. 1904, S. 100.

106) Wolff, E., Aschenanalysen von landwirtschaftlichen Produkten, Bd. I, 1871. — Bd. II, 1880. — Siehe ebenfalls König, Chemie der menschlichen Nahrungs- und Genussmittel. 3. Aufl. 1889. — Liebig, J., Chemie in ihrer Anwendung auf Landwirtschaft und Pflanzenphysiologie. St. Petersburg, 7. Aufl., 1864 (russisch).

107) Wolff, l. c., Bd. I, S. 134 und Bd. II, S. 110. — Interessant ist es, dass die Flechten, welche aus Mykoiden (Pilze) und Amöboiden (Algen) bestehen, schon einen viel kleineren Phosphorgehalt haben (Wolff, l. c., S. 135).

108) Die rechtsstehenden Zahlen (in Klammern) bezeichnen die Anzahl der Analysen, wobei ich die einzelnen Angaben von Wolff zusammenkombiniert und die Mittel aus allen bei ihm angeführten Fällen genommen habe.

Pflanzen.		Pilze.	
Laminaria saccharina (3)	3,72	„ „ Saat-Trespe	40,47
Sargassum vulgare (3)	1,84	Cryptococcus fermentum	53,84
Polysiphonia elongata	1,76	Dito, Unterhefe	59,38
Delesseria sanguinea (2)	2,40	„ Weißbierhefe	54,74
Ceramium rubrum	2,95	Tuber cibarium	32,96
Enteromorpha intestinalis	2,18	Helvella esculenta	39,10
Ulva latissima	1,61	Morchella esculenta	39,03
Algen überhaupt (23)	2,85	„ conica	37,18
Sphagnum cuspidatum	3,00	Agaricus campestris[109])	15,43
Waldmoos	6,11	Boletus, Birkenschwamm[109])	18,61
Hypnum Schroeberi	12,38	Hefe	44,76
„ splendens	20,21	„	58,87
„ triquetrum	13,51	„	53,44
Sphagnum-Arten	9,31	„	55,63
„ bei Berlin	6,33	Saccharomyces mycoderma	54,53
Aspidium felix femina	3,32	„ cerevisiae	54,74
„ „ mas	2,56	Boletus edulis	25,06
„ „ Blätter	15,60	„ annulatus	21,74
Asplenium trichomanes	10,13	„ aurantiacus	20,27
Osmunda spicant	1,76	Claviceps purpureus	45,12
Pteris aquilina	5,15	Agaricus cantharellus	31,32
Farrenkraut (9)	7,58	Clavaria flava	35,07
Lycopodium (6)	5,77	Sclerotinia Libertiana[110])	48,67
Tanne, Zweige und Nadeln	8,72	Mutterhorn[110])	45,00
Fichtennadeln (8)	16,00	Pfifferling[110])	31,32
Hafer (38)	7,17	Essbare Trüffel	54,21
Heu (106)	7,11	Morchella esculenta	37,75
Gräser (107)	7,37	Tuber cibarium	30,85
Klee in Blüten (113)	9,63	Boletus edulis	20,12
Rübe (149)	12,18	Essbare Pilze (Mittel aus 9 Beobachtungen)	33,71
Tabaksblätter (63)	4,66	Schimmelpilzsporen[110])	39,64
Spinat (2)	10,25		

Nach Zopf[111]) enthält die Asche der Pilze im Mittel 40% Phosphorsäure, was bei keiner anderen Gruppe von Organismen, die aus Amöboplasma besteht, beobachtet wurde, und Fischer[112]) sagt von den Pilzen: „Die Phosphorsäure beträgt oft die Hälfte oder mehr der gesamten Asche, die infolgedessen saure Reaktion zeigt.“

Und durch einen ebenso großen Reichtum an Phosphor zeichnen sich die Bakterien aus. „Auffallend ist die große Menge von Phosphorsäure, die immer in Bakterienasche gefunden wird,“ be-

109) Diese beiden Fälle von schwachem Phosphorgehalt, wie auch einige andere, erklären sich durch den ungewöhnlich hohen Kali- und zum Teil Natriumgehalt.

110) Diese Daten sind aus Lafar, Handbuch der technischen Morphologie, Bd. I, Jena 1904, S. 225, entnommen.

111) Zopf, W., Die Pilze, S. 388.

112) Fischer, H., Die chemischen Bestandteile der Schizomyceten und der Eumyceten, in Lafar, Handbuch der technischen Mykologie, Bd. I, Jena 1904, S. 225.

merken Schmidt und Weis[113]). H. Fischer lenkt auch die Aufmerksamkeit auf den „abnorm hohen Phosphorsäuregehalt der meisten Pilz- und Bakterienaschen“[114]). Nach Ausrechnung von Koppes[115]) ist der Gehalt an Phosphorsäure in der Asche von *Bac. prodigiosus* und *Bac. xerosis* gleich 38,01 und 34,45 %. Für die Schwindsuchtsbakterien fanden Schweinitz und Dorset 55,23 %, aber später fanden sie sogar 55,54—73,94 % Phosphorsäure in der Asche dieser Bakterie.

Die Bedeutung der obenangeführten Ziffern wird auf den ersten Blick dadurch abgeschwächt, dass sich auch bisweilen in der Asche der Pflanzen ein hoher Prozentsatz an Phosphorsäure beobachten lässt und in manchen Fällen nicht viel weniger als bei den Pilzen[116]). — In Wirklichkeit sind diese scheinbaren Widersprüche gar nicht vorhanden. Der hohe Prozentsatz an Phosphor wird in allen diesen Fällen ausschließlich in den Samen oder in solchen Teilen der Pflanze beobachtet, die Samen enthalten (Blumen z. B.) oder schließlich in solchen Teilen der Pflanze, welche reich an aufgespeicherten Stoffen sind (Zwiebeln, Knollen). Es ist nicht schwer, sich zu überzeugen, dass in allen solchen Fällen der Phosphorreichtum nicht durch besondere Zusammensetzung des Protoplasmas der Pflanzen, sondern durch die Anwesenheit besonderer Stoffe teils eiweißhaltiger, teils nicht eiweißhaltiger, an Phosphor reicher Stoffe in den Pflanzenzellen bedingt ist, welche dort in den Zellen als Vorratsstoffe abgelagert sind. — Dieser Phosphor gehört durchaus nicht in die Zusammensetzung des Protoplasmas des gegebenen Organismus, und die Stoffe, welche ihn enthalten, erscheinen wie fremdartige Körper (z. B. in Form von Eiweißkristallen). Solche Körper, reich an Phosphor, gehören zum größten Teil zur Gruppe, welche Cohnheim[117]) Phosphorglobuline zu nennen vorschlägt, zu welchen vom Tierreich z. B. die Kaseïne, vom Pflanzenreich aber die Phytoglobuline[118]) gehören.

Rätselhafter erscheint der überaus hohe Gehalt an Phosphorsäure in der Asche des Muskelfleisches, wie dies z. B. aus der folgenden Tabelle, welche von mir aus der Arbeit Champion und Pellet[119]) entnommen sind, ersichtlich ist, in welcher die Ziffern

---

113) Schmidt, Johs und Weis, Fr., Die Bakterien, Jena 1902, S. 107.

114) Fischer, H., l. c., S. 224.

115) l. c., S. 225.

116) Wolff, E., Aschenanalysen. Teil I, 1871. — Teil II, 1880, Berlin, an verschiedenen Stellen.

117) Cohnheim, O., Chemie der Eiweißkörper, 2. Aufl., Braunschweig 1904.

118) Zum Teil gehören hierher noch andere Stoffe, in bezug darauf siehe Czapek, F., Biochemie der Pflanzen, Jena, Bd. II, 1905, S. 742.

119) Champion und Pellet, De la substitution equivalente des matières qui entrent dans la composition des végétaux et des animaux. Comptes Rend. d. l'Acad. d. sc. Paris, Bd. 83, 1876, S. 488. — Siehe auch Katz, J., Die mineralischen Be-

den Prozentsatz von P_2O_3 in der Asche der Muskeln oder der ganzen Tiere angeben.

	P_2O_3		P_2O_3
Mensch, Muskeln	37,5	Eier	36,8
Huhn	36,5	Ochs	39,5
„	36,3	Kalb	39,9
Eier	38,0	Seefisch	34,5

Bedauerlicherweise ist eine Analyse der Asche von Cyanophyceen, soviel mir bekannt, noch gar nicht gemacht worden; schwerlich kann man übrigens bezweifeln, dass auch diese Mykoiden einen nicht weniger hohen Prozentsatz von Phosphorsäure zeigen werden als Pilze und Bakterien[119b]).

Die Zellkerne aber, welche nach meiner Theorie zum großen Teil aus Mykoplasma bestehen[120]), sind jedenfalls reich an Phosphor, wie das schon lange bekannt ist: wo viele Zellkerne sind, wie z. B. in jungen Geweben oder im Sperma, da ist auch viel Phosphor vorhanden.

Doch die Zellkerne erlauben uns, noch einen Schritt weiter zur Erklärung des Unterschiedes in der chemischen Beziehung beider Plasmen — des Mykoplasmas und des Amöboplasmas — zu gehen. Wir sahen oben, dass das erstere überhaupt reicher an Phosphor ist, der Zellkern erlaubt es uns nun, zu bestimmen, in welcher Form der Phosphor sich im Mykoplasma findet, d. h. durch welche chemische Körper seine reichliche Anwesenheit in diesem Plasma bedingt ist.

Es zeigt sich, dass der Reichtum an Phosphor im Zellkern durch die Anwesenheit von Nukleo-Proteiden hervorgerufen wird, welche im Amöboplasma (Cytoplasma) gänzlich fehlen, natürlich von den Chromidien abgesehen, die aber, wie das neuerdings so schön von Digby[121]) nachgewiesen wurde, aus dem Kerne abstammen.

standteile des Muskelfleisches. Pflüg. Arch. f. Physiol., Bd. 63, 1896, S. 84, wo aber der Prozentgehalt des Phosphors nicht zur Asche, sondern zu 100 Teile des trockenen Fleisches gegeben ist. — Siehe auch Wolff, E., Aschenanalysen, besonders Teil II.

119b) Neuerdings haben Stoklasa, Brdlik und Ernest überzeugend bewiesen, dass auch im Chlorophyll eine ziemlich große Menge Phosphor enthalten ist (Stoklasa, J., Brdlik, W. und Ernest, A., Zur Frage des Phosphorgehaltes des Chlorophylls. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch., Bd. XXVII, 1909, S. 10).

Die Verneinung dieser Tatsachen von Willsstätter ist augenscheinlich durch einen Fehler verursacht.

120) Der Erläuterung dieser Frage wird ein besonderer Artikel gewidmet, in welchem alle Tatsachen, die dafür sprechen, dass die Zusammensetzung der Zellkerne hauptsächlich aus Mykoplasma besteht, angeführt werden.

121) Digby, L., Observations on „Chromatin bodies“ and their relation to the nucleolus in Galtonia candicans, Annals of Botany, Bd. XXIII, 1909, S. 491.

Das gibt uns die Möglichkeit, beide Plasmen in chemischer Beziehung schärfer zu sondern als wir das früher, auf Grund des Überflusses an Phosphor, welcher ja auch im Amöboplasma und bisweilen, wie in Samen und Muskeln, in großer Menge vorhanden ist, machen konnten.

Wir können jetzt behaupten, dass das Mykoplasma (Zellkerne, Cyanophyceen, Bakterien) reich ist an Nukleo-Proteiden, das Amöboplasma (Cytoplasma) dagegen gar nichts davon besitzt.

Beweisen wir zuerst die Anwesenheit von Nukleo-Proteiden und von Nukleinen in mykoiden Organismen.

Die makrochemische Anwesenheit von Nuklein bei den Bakterien wurde zuerst im Jahre 1884[122]) in bezug auf *Bac. subtilis* und *Bac. anthracis* bewiesen. Später wurden bei vielen Bakterien entweder wirkliche Nukleo-Proteide oder Nukleinsäure und solche Hypoxantinbasen wie Xantin, Guanin, Adenin, welche die Anwesenheit von Nukleo-Proteiden beweisen, gefunden.

Stoffe, welche den Charakter von Nukleo-Proteiden hatten, sind ferner von Iwanoff[123]) außer in Bakterien auch bei Pilzen gefunden worden; diese Stoffe enthielten:

	Stickstoff	Phosphor	Schwefel
Bacillus megaterium	16,32	1,85	2,10
„ anthracis	16,00—16,27	2,16—2,25	1,95
Aspergillus niger I	15,66—15,74	0,84	1,12—1,21
„ „ II	15,19	0,99	1,23
Boletus edulis (Hut)	15,64—15,84	1,08	2,14
Claviceps purpurea (Sclerotien) . .	16,02—16,23	0,75	1,77

Am besten sind aber in dieser Beziehung die Hefepilze erforscht; Hoppe-Seyler entdeckte zuerst in ihnen denselben Nuklein, welcher vorher von Miescher in den Eiterzellen entdeckt worden war, und Rossel vermochte schon aus Hefe namhafte Mengen genügend reinen Nukleins herzustellen.

Besonders interessant ist die quantitative Bestimmung des Nukleins, welche von Stutzer[124]) in bezug auf Hefe und einem unbestimmt gebliebenen Schimmelpilz unternommen wurde und welcher den ungewöhnlich hohen Gehalt an Nuklein in den Zellen dieser Mykoiden zeigte. An stickstoffhaltigen Stoffen, welche in den erwähnten Organismen enthalten waren, ergaben sich:

---

122) Fischer, H., Die chemischen Bestandteile der Schizomyceten und der Eumyceten, in Lafar, Handb. d. techn. Mykologie, Bd. I, 1904, S. 245, wo auch die Literatur über diesen Gegenstand zusammengestellt ist.

123) Iwanoff, K. S., Hofmeister's Beiträge z. chem. Physiol. u. Pharmokol., Bd, I, 1902, S. 524.

124) Stutzer, A., Zeitschrift f. physiol. Chemie, Bd. 6, 1882, S. 572.

	Amiden u. Peptone	Albumin	Nuklein
In Bierhefe	10,11 %	63,80 %	26,09 %
In Schimmelpilzen	19,86 „	39,39 „	40,75 „

Da bei den Hefepilzen sowie auch bei den Schimmelpilzen die Zellkerne einen sehr kleinen Teil des Zellinhalts ausmachen, so zeigt ein so hoher Prozentsatz von Nuklein, dass auch im Cytoplasma der Pilze augenscheinlich Nukleinstoffe enthalten sind, was sich in bezug auf das Cytoplasma der Hefepilze auf dem Wege der mikrochemischen Untersuchung bestätigt hat[125]).

Was die Cyanophyceen anbelangt, so sagt A. Fischer[126]): „Ich nehme an, dass Nukleinsubstanzen auch in den Cyanophyceen vorkommen, aber noch nicht zu besonderen Gebilden herausgeformt, sondern frei verteilt im Cytoplasma (d. h. nach seiner Terminologie im Zentralkörper). Zacharias[127]) bestätigt ebenfalls die Gegenwart von Stoffen im Zentralteile, welche sich der Reaktion nach nicht vom Nuklein der Zellkerne unterscheiden.

Dass das Mykoplasma besonders reich an Nukleo-Proteiden ist, erhellt zum Teil aus der vergleichenden Analyse der Anzahl der verdaulichen und unverdaulichen Eiweiße einerseits bei den Pilzen, welche aus reinem Mykoplasma bestehen[128]), und andererseits bei den Pflanzen[129]), wo das Mykoplasma des Kernes (und der Chromatophoren) als stark verdünnt durch das Amöboplasma, d. h. durch das den Kern umgebende Cytoplasma erscheint. — Das ersieht man aus folgenden zwei nebenstehenden Tabellen.

Selbstverständlich besteht nicht die ganze unverdauliche Masse von Proteinstoffen aus Nukleo-Proteiden, ebenso wie nicht jeder Nukleo-Proteid unbedingt in salzsaurem Pepsin unverdaulich ist; nichtsdestoweniger haben die obenangeführten Ziffern ohne Zweifel Bedeutung für unseren Zweck, um so mehr, als im gegebenen Falle es uns nicht um die absolute Menge der Nukleo-Proteide ankommt, sondern nur die vergleichende Untersuchung beider Gruppenorganismen in dieser Hinsicht interessiert.

Aus diesen Ziffern ersieht man, dass in den Organismen, die aus reinem Mykoplasma bestehen (Pilze), im Mittel 33 % unlöslicher Proteine enthalten ist, während in den Organismen, in welchen

125) Janssens, Fr. et Leblanc, A., La cellule, Bd. 14, 1898, S. 203. — Annales de microgr., Bd. 10, 1890, zitiert nach Lafar, Handb. d. techn. Mykol., I, S. 298.

126) Fischer, A., Die Zelle der Cyanophyceen. Botan. Ztg., I. Abt., 1895, S. 118.

127) Zacharias, E., Über die Zelle der Cyanophyceen. Botan. Ztg., Bd. 48, 1890, S. 66.

128) Czapek, Fr., Biochemie der Pflanzen, Bd. II, Jena 1905, S. 79.

129) Czapek, Fr., l. c., S. 154, nach den Untersuchungen von Klingenberg und Stutzer.

das Mykoplasma nur als Kern teilnimmt, solcher Proteine nur 6% enthalten sind und dieser große Unterschied kann nichts anderem, als nur teilweise wenigstens dem Unterschiede in der Masse der Nukleo-Proteine zugeschrieben werden, welche in beiden Fällen vorhanden ist.

Pilze	N des unverdaulichen Proteins in % d. Trockenst.	N des unverdaulichen Proteins in % d. gesamt. N
Agaricus, procerus, Hut	7,4	20,4
„ campestris, Hut	16,7	16,0
„ „ Stiel	8.0	18,0
Lactarius deliciosus	6,8	33,8
„ torminosus	11,8	40,0
Cantharellus cibarius	4,0	54,6
Boletus edulis, Hut	4,3	16,9
„ „ Fuß	5,3	20,3
„ scaber, Hut	6,5	27,2
„ „ Fuß	9,6	28,3
„ luteus, Fuß	3,8	42,2
Polyporus ovinus	6,3	46,6
Hydnum imbricatum	5,0	29,8
„ repandum	9,3	44,0
Sparassis crispa	6,8	37,4
Morchella esculenta	2,5	38,1
Lycoperdon bovista	5,2	22,5
Im Mittel:	**7**	**33**

Pflanzen	N des unverdaulichen Proteins in % d. Trockenst.	N des unverdaulichen Proteins in % d. gesamt. N
Mohnkuchen	0,706	—
Sesamkuchen	0,406	—
Sojabohne	0,270	—
Erdnusskuchen	0,345	—
Koprakuchen	0,254	—
Rapskuchen	0,677	—
Baumwollsamenkuchen	0,583	—
Reismehl	0,409	—
Reisfuttermehl	—	2,106
Palmkuchen	—	2,520
Baumwollsaatkuchen	—	7,401
Kokoskuchen	—	3,549
Rapskuchen	—	5,443
Erdnuss	—	8,132
Lupine	—	7,839
Malzkeime	—	4,167
Steinnuss	—	0,619
Im Mittel:	**0,456**	**6**

Aus alledem ersehen wir also, dass die mykoiden Organismen und die Kerne der amöboiden Organismen reich an Nukleo-Proteinen ist. Enthält sie das Amöboplasma auch? Sehen wir, was in bezug darauf die Autoritäten sagen.

„Es hat sich nämlich herausgestellt, sagt Verworn[130]), dass sich im Kern ganz vorwiegend die phosphorsäurehaltigen Verbindungen der Eiweißkörper und zwar speziell die reinen Nukleine finden, die im Protoplasma dagegen ganz zu fehlen scheinen", und dasselbe sagt Gurwitsch[131]) behauptend, „dass die strenge Lokalisation des Chromatins auf den Kern aufrecht erhalten werden muss", wobei er unter Chromatin nur solche Körper versteht, die wirkliches Nuklein enthalten und welche man streng vom Pseudo- oder Paranuklein, der im Cytoplasma vorkommt, unterscheiden muss: „Nur letztere, mit Nukleoalbuminen identische und keine echte Nukleinsäure resp. keine Xantinbasen enthaltende Körper kommen nach zahlreichen Untersuchungen im Plasma vor[132])."

130) Verworn, Max, Allgemeine Physiologie. Jena 1901, S. 121.
131) Gurwitsch, A., Morphologie und Biologie der Zelle. Jena 1904, S. 163.
132) Gurwitsch, l. c., S. 163.

Und so trifft man die echten Nukleine (d. h. Nukleo-Proteide), worauf zahlreiche chemische Untersuchungen hinweisen, ausschließlich nur im Mykoplasma, d. h. in Zellkernen, Bakterien, Pilzen, Cyanophyceen[133]), im typischen Amöboplasma, d. h. im Cytoplasma kommen sie gar nicht vor; hier werden sie durch Nukleo-Albumine vertreten.

Wenn man diese allgemeine Verbreitung der Nukleo-Proteiden unter den freien wie auch unter symbiotisch lebenden Mykoiden mit ihrer vollständigen Abwesenheit im Amöboplasma (Cytoplasma) vergleicht, so geht es nicht anders an, als in dieser Tatsache einen ernsten Hinweis darauf zu sehen, dass im Baue beider Plasmas ein tiefer und wesentlicher Unterschied herrscht.

Weniger wesentlich, aber immerhin erwähnungswert ist der Umstand, dass das Mykoplasma und augenscheinlich dieses allein, fähig ist, die allerverschiedensten Fermente und Enzyme zu produzieren. Die fermentbildende Fähigkeit der Bakterien ist allgemein bekannt, aber auch die Pilze besitzen diese Fähigkeit in hohem Maße[134]), und wenn man auch bei Tier- und Pflanzenorganismen Produktion von Enzymen konstatieren kann, so erscheint der Zellkern, wie es sich mehr und mehr herausstellt, als erste Quelle, aus der diese Enzyme entstehen, also wiederum das Mykoplasma. Schwerlich kann man auch nur einen einzigen sicher bewiesenen Fall anführen, wo das Enzym vom Cytoplasma selbst produziert wäre.

Man kann die Aufmerksamkeit noch auf einem chemischen Körper lenken, welcher das Mykoplasma charakterisiert, da er ganz besonders intensiv unter den Mykoiden verbreitet ist, obgleich auch bei Tieren man ihn gelegentlich trifft. Ich meine nämlich das Glykogen.

Errera[135]) war der erste, welcher feststellte, dass Stärke und Zucker, welche Vorratsstoffe der Pflanzen sind, bei den Pilzen durch Glykogen ersetzt sind. Glykogen und glykogenartige Stoffe wurden nicht einmal auch in Bakterien gefunden, z. B. bei *Granulobacter polymyxa*[136]), bei *Azotobacter*, und ebenso auch bei den Cyanophyceen[137]).

133) Im hohen Grade interessant wäre es, spezielle Untersuchungen zur Aufhellung der Frage anzustellen, ob echte Nukleine im Cytoplasma der Pilze enthalten sind. Soviel hier bekannt, ist solch eine Untersuchung mit Ausnahme des obenangeführten Hinweises in bezug auf die Anwesenheit von Nukleinstoffen im Cytoplasma der Hefepilze (s. S. 335) noch nicht gemacht worden.

134) Dass die Chromatophoren Enzyme produzieren, ersieht man daraus, dass die Stärkekörner, welche in ihm eingeschlossen sind, oft angenagt erscheinen und zum Teil von ihnen „verdaut" werden.

135) Errera, L., L'epiplasma des Ascomycètes et le glycogène des végétaux. — Thèse. Bruxelles 1882.

136) Czapek, Fr., Biochemie der Pflanzen, Bd. I, 1904, S. 238.

137) Fischer, A., Die Zelle der Cyanophyceen. Botan. Ztg. 1905. — Sehr interessant wäre es, festzustellen, ob nicht in den Pyrenoiden einiger brauner Algen,

Auf die verschiedene chemische Zusammensetzung beider Plasmaarten weist auch die Verschiedenheit der ersten Produkte der Assimilation bei den Mykoiden einerseits und bei den Amöboiden andererseits. In allen grünen Gewächsen erweist sich der Rohrzucker als sehr verbreitet. Es stellt, wie viele Physiologen, angefangen mit Brown und Morris, denken, das erste Produkt der Photosynthese dar, d. h. die Assimilation von CO_2. In allen Teilen grüner Pflanzen kommt Enzym oder Ferment vor, welches Invertin heisst, welcher auf Rohrzucker einwirkend ihn invertiert, d. h. ihn in einen anderen Zucker verwandelt, und dieser letztere erscheint als Material zur Bildung von Stärke und Inulin auf dem Wege der Polymerisation der Zuckermoleküle. Die Pilze dagegen haben anstatt Rohrzucker (der auch bisweilen bei ihnen vorkommt)[138]) überall Trehalose verbreitet, während das Enzym Invertin bei ihnen durch ein anderes Enzym — die Trehalase — vertreten ist[139]).

Aus dem vorgehenden Kapitel können wir u. a. auch die mannigfachen Lücken in unserem Wissen bezüglich der chemischen Zusammensetzung der Zellen ersehen und werden die Aufgaben klargelegt, deren Lösung vor allem vom Gesichtspunkte der Theorie der zwei Plasmaarten wünschenswert erscheint. Hier sind die Themata, auf welche ich die Aufmerksamkeit der Chemiker und Physiologen lenke:

1. Den Phosphorgehalt (P_2O_2) in der Asche zu bestimmen, von a) Cyanophyceen, b) Bakterien, c) reinem Cytoplasma der Amöboiden ohne Zellkern[140]), d) reinen Kernen ohne Cytoplasma.
2. Den Phosphorgehalt (P_2O_2) im Inhalte der Zellen (Plasma und Kern) ohne Zellhaut bei Pilzen im Vergleich mit ebendemselben Inhalt bei Pflanzen und Tieren zu bestimmen.
3. Die Ursache des Reichtums an P in der Muskelasche zu erklären.
4. Mikrochemisch die Zusammensetzung der Chromatophoren aufzuklären a) in bezug auf P im allgemeinen und besonders b) in bezug auf Nukleinsäure und c) auf Nukleo-Proteide. Auf dieselbe Weise die Chromiolen des Zellkernes zu untersuchen.

---

besonders der Diatomeen, Glykogen enthalten ist, was übrigens nicht schwer wäre zu konstatieren, da wir eine sehr charakteristische Farbenreaktion auf Glykogen besitzen.

138) Czapek, Fr., Biochemie der Pflanzen, Bd. I, Jena 1900, S. 229 u. 501.

139) Bourquelot, E. und Hérissey, H., Sur la tréhalose; sa présence générale chez les champignons. Comptes Rend. Acad. Sc. Paris, Bd. CXXXIX, 1904, S. 874.

140) Das Trennen des reinen Cytoplasma vom Zellkern zum bedachten Zweck hat keine unüberwindlichen Schwierigkeiten; dazu gibt es einige Methoden.

5. Den vergleichsweisen Gehalt an Nuklein und besonders den an Neukleo-Proteiden zu bestimmen bei a) Cyanophyceen, b) Pilzen, c) Bakterien, d) in reinem Cytoplasma[141]).

VII. Die Beziehung zu den Giften und die Widerstandsfähigkeit im allgemeinen.

Die Widerstandsfähigkeit des Mykoplasmas gegen Gifte und überhaupt alle äußeren schädlichen Bedingungen ist geradezu erstaunlich, und das weist darauf hin, dass dieses Plasma ganz anders gebaut sein muss als das zarte, leicht durch die kleinste schädliche Bedingung umkommende Amöboplasma.

Wenn wir das Leben in Gewässern beobachten, anfangend mit vollständig reinem Wasser und durch eine Reihe Übergänge zu den allerschmutzigsten stinkenden Abflusskanälen übergehend, wie es z. B. in sehr systematischer Form von Kolkwitz und Marsson[142]) gemacht wurde, so sehen wir, dass die Organismen, die aus Amöboplasma gebildet sind, welche zuerst, in reinem Wasser, entschieden diejenigen Organismen, welche aus Mykoplasmen bestehen, überwiegen oder sogar als die allein herrschende waren, in dem Maße immer seltener und seltener werden, wie das Wasser unreiner wird, dagegen die Mykoiden durch Bakterien und Cyanophyceen repräsentiert, immer überwiegender werden, bis wir zuletzt in ganz verdorbenem, stinkendem Wasser schon gar keine anderen Vertreter des Lebens finden außer allein Bakterien und Cyanophyceen.

Um nicht ohne Beweise zu sein, führe ich einige Tatsachen an, welche ich aus dem oben zitierten Artikel von Kolkwitz und Marsson entnehme. Diese Autoren teilen die Organismen — im angeführten Artikel nur die Pflanzen — nach dem Grade des verdorbenen Wassers, welches sie imstande sind, auszuhalten in Oligosaprobien, welche das verhältnismäßig reinste Wasser nötig haben (die Organismen des vollständig reinen Wassers Katarobien — sind zunächst nicht ins Auge gefasst), in Mesosaprobien und Polysaprobien, die am allerwenigsten Wählerischen in dieser Beziehung Die Zahl der Mykoiden und Amöboiden, die sich in diesen Gruppen finden, in Prozenten ausdrückend, erhalten wir folgende kleine, von mir auf Grund der im Artikel angeführten Tatsachen zusammengestellte Tabelle.

Aus dieser Tabelle sieht man klar, dass sich mit dem Verderb des Wassers die Anzahl der amöboiden Organismen verkleinert,

---

141) Möglicherweise gelingt es, eine gehörige Menge reinen Cytoplasmas zur Analyse aus den Eiern der Seeigel zu erhalten, indem man nach vorhandenen Methoden (durch Schütteln) die Zellkerne ausschließt. In bezug auf die Menge von Nukleo-Proteiden in den Zellkernen existieren schon einige Daten (Kassel).

142) Kolkwitz, R. und Marsson, M., Ökologie der pflanzlichen Saprobien. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch., Bd. XXVIa, 1908, S. 505.

während die Anzahl der Mykoiden verhältnismäßig immer größer und größer wird, und dieses Verhalten zeigt eben, dass die Mykoiden widerstandsfähiger sind als die Amöboiden.

Allgemeine Zahl der	Oligosaprobien allerwenigst verdorbenes Wasser	Mesosaprobien	Polysaprobien am meisten verdorbenes Wasser
Mykoiden	21 oder 13 %	27 oder 21 %	19 oder 90,5 %
Amöboiden	137 „ 87 „	104 „ 79 „	2 „ 9,5 „
Organismen überhaupt .	158	131	21

Auf die große Widerstandsfähigkeit der Pilze weisen die Spezialisten unter den Mykologen hin. „Nach dem Zeugnisse von Clark sind die Pilze überhaupt mehr imstande, ungünstigen Bedingungen zu widerstehen als die höheren Gewächse[143])“, und im selben Sinne sprechen sich die in bezug auf Bakterien als Autorität geltenden Schmidt und Weis[144]) aus, indem sie bestätigen, dass in bezug auf das Medium, in dem die Bakterien leben, dieselben — „nehmen im allgemeinen eine Sonderstellung ein, anderen Pflanzen gegenüber“.

Zu den Einzelheiten übergehend, betrachten wir zuerst die Wirkung der Gifte.

Jedem ist es bekannt, wie empfindlich Tiere und Pflanzen gegen minimale Dosen Sublimat sind. So fand Miquel[145]), der die Wirkung mineralischer Gifte auf Diatomeen erforschte, dass folgende unbedeutende Dosen sie töten.

	Leben noch bei Einwirkung	Sterben bei Einwirkung
Sublimat	$^1/_{100\,000}$	$^1/_{40\,000}$
Kupfervitriol	$^1/_{75\,000}$	$^1/_{50\,000}$
Zinkvitriol	$^1/_{40\,000}$	$^1/_{30\,000}$
Arsenige Säure	—	$^1/_{20\,000}$

Nach Davenport und Nealy[146]) tötet schon eine Lösung von 0,0001 % Sublimat einige Infusorien (Stentor), aber 0,001 % der Lösung tötet sie alle schnell. Für höhere Tiere (nach Behring) ist ein Teil Sublimat auf 60000 Teile des Körpergewichts unbedingt tödlich, für Bakterien ist aber erst ein Teil auf 100 Teile Serum an Menge nötig, um ihre Entwickelung anzuhalten (es ist von den Milzbrandbakterien hier die Rede), folglich erscheint unter diesen Bedingungen das Sublimat für höhere Tiere 6mal giftiger als für Bakterien[147]). Kossjakow hat Bakterien allmählich an noch viel

143) Massee, Text-Book of Fungi. London 1906, S. 127.

144) Schmidt, Johs und Weis, Fr., Die Bakterien, 1902, S. 101.

145) Just's Jahresbericht für 1892, S. 175.

146) Davenport, C. B. und Nealy, H. V., Acclimatisation of Organisms to poisonous Chemical Substances. Arch. f. Entwickelungsmech. d. Organismen. Bd. II, 1896, S. 570. — Auch nach Bokorny, Th., Arch. f. Physiol., Bd. CX, 1905, S. 203.

147) Schmidt, Johs und Weis, Fr., Die Bakterien, 1902, S. 171.

größere Dosen Gift gewöhnt, wie es aus folgender kleiner Tabelle ersichtlich:

	‰ Borax von	‰ Borsäure von	‰ Sublimat von
Bacillus subtilis	11—18	9—11	0,07—0,10
Bacterium anthracis . . .	4—7	6—8	0,05—0,07
Bacillus (Thiothryx) tenuis .	16—21	9—11	0,10—0,17

Also während das Amöboplasma schon bei einer Wirkung von 0,0001 % Sublimat umkommt, hält der *Bacillus subtilis* 0,01 % aus, d. h. das Mykoplasma ist 100mal widerstandsfähiger als das Amöboplasma; der *Bac. tenuis* verträgt sogar 0,017 % der Lösung. Das ist aber noch alles nichts im Vergleich mit der Widerstandsfähigkeit der Actinomyceten, einer Gruppe von Organismen, die zwischen Bakterien und Pilzen steht. *Actinomyces odorifer* hält folgende unglaubliche Mengen Gift[148]) aus:

	NaCl	Karbolsäure	H_2SO_4	$AgNO_3$	Sublimat
Konzentrierte Lösung		5 %	0,1 %	0,1 %	0,1 %

Während also das Amöboplasma schon von einer Wirkung von 0,0001 % Sublimat umkommt, hält *Actinomyces* noch 0,1 % der Lösung dieses Giftes aus, d. h. das Mykoplasma erweist sich im gegebenen Falle 1000mal widerstandsfähiger als das Amöboplasma. Wenn man Johan-Ohlsen[149]) glaubt, so ist *Aspergillus niger* fähig, sogar 1 % Sublimatlösung auszuhalten!

Dasselbe hat man in bezug auf eine andere nicht weniger giftige Substanz beobachtet, den Lapis. Während nach Bokorny[150]) Infusorien schon der Wirkung von 0,001 % Höllensteinlösung erliegen, verträgt *Actinomyces odorifer* eine 100mal stärkere Lösung, d. h. 0,1 %.

Nicht weniger widerstandsfähig erscheint das Mykoplasma in bezug auf andere giftige Stoffe und schädliche Bedingungen, von welchem jedes Amöboplasma schon längst umgekommen wäre.

Alkohol z. B. tötet jedes Tier und jede Pflanze in ganz kurzer Zeit. Russ[151]) hat aber bewiesen, dass trockene Bakterien von Alkohol gar nicht leiden, sogar nicht von absolutem, während Bakteriensporen vollständig widerstandsfähig gegen Alkohol jeder Konzentration sind. „Absoluter Alkohol hat so gut wie gar keinen desinfizierenden Einfluss auf Bakteriensporen“[152]).

148) Rullmann, W., Die Eisenbakterien. Der Kreislauf des Schwefels, in Lafar, F., Handb. d. techn. Mykologie. Bd. III, Jena 1904, S. 212.

149) Just's Jahresbericht, 1886, S. 475.

150) Bokorny, Th., Nochmals über die Wirkung stark verdünnter Lösungen auf lebende Zellen. Pflüg. Arch. f. Physiol. des Menschen. Bd. CX, 1905, S. 203.

151) Russ, v., Zur Frage der Bakteroidie durch Alkohol. Centralbl. f. Bakter. (Abt. I), Bd. XXXVII, 1904, S. 115.

152) Minervini aus Schmidt, Johs und Weis, Fr., Die Bakterien. Jena 1902, S. 173.

Dasselbe hat man an Pilzen beobachtet. Hoffmann[153]) teilt mit, dass Schmitz beobachtet hat, wie die Sporen von *Peziza repanda* auswachsen, nachdem sie im Laufe von 24 Stunden in absolutem Alkohol gewesen waren.

Ebensowenig empfindlich sind Bakterien gegen Kochsalzlösungen. Ohne Zweifel ist kein Tier, keine Pflanze imstande, längere Zeit in 25 %iger Lösung von Kochsalz, noch weniger in konzentrierter Kochsalzlösung zu leben[154]). — Dagegen können viele Bakterien noch in 10 %iger Lösung vollständig normal leben und sich vermehren, wobei sie noch fortfahren, die ihnen eigentümlichen Enzyme auszuscheiden[155]) und Fischer lenkt die besondere Aufmerksamkeit darauf, dass die Bakterien in gegebenem Falle vollständig fähig sind, die Salzlösung durch ihre Häute durchzulassen, vollständig permeabel sind; auch kann *Penicillium* nicht nur in 13 %iger Salzlösung leben, sondern sogar wachsen[156]).

Das ist aber noch nicht alles: Lewandowsky[157]) kultivierte zwei Bakterien in 25 %iger Salzlösung, in welcher dieselben noch sehr gut lebten. Und eine ganze Anzahl von Bakterien können sogar konzentrierte Kochsalzlösung während vieler Wochen aushalten, so z. B. *Bac. coli communis* über 6 Wochen[158]), ohne ihre Lebensfähigkeit zu verlieren.

Die Sporen der Bakterien sind noch widerstandsfäher: so können die Sporen von *Bac. anthracis* ohne umzukommen in gesättigter Lösung von NaCl Monate lang liegen, die Sporen des Diphteritus Bacterium während 3 Wochen[159]).

---

153) Hoffmann, H., Untersuchungen über die Keimung der Pilzsporen. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. II, 1860, S. 331.

154) Bei Oltmanns (Morph. und Biologie der Algen, Bd. II, S. 178) finden wir folgende Angaben in bezug auf die Widerstandsfähigkeit der Algen: „In Kulturen wurden grüne Algen, die ja relativ (d. h. im Vergleich mit roten Algen) unempfindlich sind, oft in recht konzentrierten Salzlösungen beobachtet. Stange zog *Chlamydomonas marina* in einer 23 % haltenden Sole und *Pleurococcus spec.* in 12 % Salpeterlösung. Wiplel gelang mit *Pleurococcus* Ähnliches, während sich ihm Spyrogyren und Vaucherien empfindlicher erwiesen. A. Richter glückte es, verschiedene grüne Süßwasserformen in mehr oder weniger konzentrierter Salzlösung zu erziehen“ . . .

Hier setzt Oltmanns aber hinzu: „Aus den Versuchen von Richter und Drews ergibt sich aber noch weiter, dass die Algen jene hohen Konzentrationen keineswegs dauernd ertragen.“

Schwerlich wird sich aber eine Alge finden, welche imstande ist, auch nur kurze Zeit in Heringslake oder in konzentrierter Salzlösung zu leben.

155) Fischer, A., Botan. Ztg. 1905, S. 104.

156) Eschenhagen, Einfluss der Lösungen verschiedener Konzentration auf Schimmelpilze. Dissert. Leipzig 1888.

157) Lewandowsky, F., Arch. f. Hyg., Bd. XLIX, 1904, S. 47.

158) Fischer, A., Vorlesungen über Bakterien, 1903, S. 29.

159) Freitag, C., Zeitschr. f. Hygiene, Bd. XI, S. 60, aus Czapek, Biochemie der Pflanzen, Bd. II, S. 900.

Bakterien können sogar in Heringslake leben, wenn sie sich in ihm auch nicht vermehren [160]).

Augenscheinlich muss das Mykoplasma der Bakterien anders konstruiert sein als das Amöboplasma der Tiere und Pflanzen, wenn es imstande ist, in solch einem Medium wie Heringslake oder 25 %iger, ja sogar konzentrierter Kochsalzlösung zu leben.

Eines der stärksten Gifte für Amöboplasma ist Kupfervitriol. Die Diatomeen z. B., wie wir im Anfange des Kapitels gesehen haben, kommen schon bei einer Einwirkung von $^1/_{50\,000}$ dieses Salzes um, während *Spirogyra* und einige andere Algen, wie Nägeli [161]) gezeigt hat, noch empfindlicher gegen dieses Gift sind und schon von der Wirkung eines Teils Kupfervitriol auf 50 Millionen Teile Wasser, nach Bokorny [162]) sogar ein Teil auf 100 Millionen Teile Wasser leiden.

Sehen wir jetzt, wie sich die Pilze zu diesem Gifte verhalten. „Gegen Kupfervitriol, sagt Bokorny [163]), sind merkwürdigerweise manche Pilzzellen ziemlich wenig empfindlich, während Algen äußerst leicht geschädigt werden, ebenso Infusorien." Und De Bary [164]) sagt, „ich habe selbst fußgroße Häute von *Penicillium glaucum* untersucht, welche sich auf Kupfervitriollösung, die zu galvanoplastischen Zwecken benutzt wurde, gebildet hatten", dasselbe teilt auch Berkley [165]) mit, welcher diesen Pilz auf Eisenvitriollösung gesehen hat. Hoffmann [166]) beobachtete eine üppige Vegetation von *Penicillium glaucum* mit reichlichem Fruchtansatze auf gesättigter Lösung von arseniger Säure, und dasselbe beobachtete Jaeger [167]). Pulst [168]), welcher viele Versuche über die Widerstandsfähigkeit der Schimmelpilze gegen Kupfervitriol machte, fand, dass *Penicillium glaucum* ungewöhnlich widerstandsfähig in dieser Beziehung ist und erinnert gleichzeitig an die „relativ geringe Resistenz des *Mucor* im allgemeinen" und an die hemmende Wirkung

160) Fischer, A., Vorlesungen über Bakterien, 1903, S. 29.

161) Oltmanns, Fr., Morphologie und Biologie der Algen, Bd. II, Jena 1905, S. 184. — Siehe auch: Nägeli, Oligodynam. Erscheinungen in lebenden Zellen. 1893.

162) Bokorny, Th., Nochmals über die Wirkung stark verdünnter Lösungen auf lebende Zellen. Pflüg. Arch. f. Physiol. des Menschen, Bd. CX, 1905, S. 204.

163) Bokorny, l. c., S. 203.

164) De Bary, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten. 1866, S. 214.

165) Berkley, Outlines, S. 30 (nach De Bary, Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten, 1866, S. 214).

166) Hoffmann, H., Untersuchungen über die Keimung der Pilzsporen. Pringsh. Jahrb. f. wissensch. Botanik, Bd. II, 1860, S. 330.

167) Jaeger, Wirkung des Arseniks auf Pflanzen. Stuttgart 1864 (nach De Bary, Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten, 1866, S. 214).

168) Pulst, C., Die Widerstandsfähigkeit einiger Schimmelpilze gegen Metallgifte. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVII, 1902, S. 214 u. 215.

auf die Entwickelung dieses Giftes „bei den empfindlichsten der drei Pilze (*Aspergillus*, *Botrytis*, *Mucor*), dem *Mucor*.“ Aber *Mucor* ist ein Phycomycet, d. h. eine farblos gewordene Alge (Amöboid), während die drei übrigen am widerstandsfähigsten Organismen echte Pilze, d. h. Mykoiden sind. Dasselbe Verhalten ist auch hinsichtlich der Wirkung auf Organismen von Schwefelwasserstoff und CO_2 beobachtet worden. — Bakterien oder Cyanophyceen (*Beggiatoa* u. a.) atmen Schwefelwasserstoff ein, für Tiere und Pflanzen ist dieses ein starkes Gift. *Mucor* (Amöboid) leidet schon bei 33% CO_2, für den Pilz *Penicillium* sind erst 80% CO_2 schädlich, viele Bakterien leben aber ebenso frei in reiner Kohlensäure wie in der Luft[169]).

Zahlreiche Versuche Bokorny's[170]) über die Wirkung verschiedener Gifte bestätigen ebenso die Tatsache der großen Widerstandsfähigkeit des Mykoplasmas, wie aus folgender Zusammenstellung ersichtlich.

	Mykoplasma.	Amöboplasma.
Salzsäure.	1% — 48 Stunden lang einwirkend, tötet *Bacillus anthracis* nicht (Dyrmont).	0,01% tötet *Paramaecium* (Infusor) und Zoosporen.

169) Chopin, Flora, 1902, Ergänzungsband, S. 348.

170) Bokorny, Th., Nochmals über die Wirkung stark verdünnter Lösungen auf lebende Zellen. Pflüg. Arch. f. Physiologie des Menschen. Bd. CX, 1905, S. 174. — Bei Bokorny begegnet man übrigens einigen Fakta, welche der allgemeinen Ansicht über die Wirkung der Gifte auf amöboide und mykoide Organismen widersprechen.

Aus dieser Arbeit kann man sich leicht überzeugen, welchen ungeheuren Einfluss auf wissenschaftliche Arbeiten schon das bloße Aufstellen dieser oder jener Probleme hat. — Sei diese Arbeit z. B. mit dem Zwecke unternommen, um meine Theorie der zwei Plasmaarten zu prüfen, so könnte sie sicher höchst wertvolle Tatsachen zur kritischen Beleuchtung derselben darbieten. Jetzt kann man wenig zur Erklärung der uns interessierenden Frage aus ihr schöpfen, weil, bei Beobachtungen der Wirkung dieser oder jener Stoffe auf Tiere und Pflanzen, nirgends parallele Versuche über die Wirkung der Mykoiden gemacht wurden. Abgesehen von diesen Lücken sind die Tatsachen, welche von Bokorny angeführt werden, häufig noch dadurch ungenügend für unsere Zwecke, weil sie keine Hinweise auf die Bedingungen geben, unter welchen ein gegebenes Gift auf einen Organismus wirkt. Diese Bedingungen zu wissen, ist aber äußerst wichtig, da Sublimat z. B. in Gegenwart der kleinsten Menge Eiweißstoffe bedeutend von seiner Giftigkeit verliert. Bei Bokorny kommen Fälle vor, wo Bakterien (dabei stets Fäulnisbakterien) sich empfindlicher gegen Gifte zeigen als Infusorien und Algen, doch möglich ist es, dass die Bakterien in einem Medium lebten, das weniger reich an organischen Stoffen war als die Infusorien. — Andererseits ist es möglich, dass, wenn Bokorny die Wirkung dieses Giftes nicht nur in bezug auf Fäulnisbakterien durchversuchte, welche sich zufällig vielleicht besonders empfindlich dem vorliegenden Gifte gegenüber erwiesen (bekanntlich haben verschiedene Gattungen und sogar verschiedene Arten auch verschiedene Empfindlichkeit), so könnte es sein, dass eine andere Beziehung der Organismen zu einigen Giften erhalten worden wäre. — Man kann zufällig Bakterien antreffen, welche von solcher Temperatur umkommen, die noch von Infusorien ausgehalten wird, doch das bedeutet nicht, dass die Infusorien widerstandsfähiger gegen hohe Temperaturen sind als Bakterien.

	Mykoplasma.	Amöboplasma.
Ätzkali.	0,1 % schadet dem Typhusbakterium nicht und 0,14 % schadet den Cholerabakterien nicht, die in Gelatine lebten (Kitasato)[171].	0,1 % tötet momentan alle Tiere und Pflanzen.
Kupfervitriol.	0,1 % stört eine Art Hefe, nicht zu wachsen und zu assimilieren; bei 1 % wächst ein Schimmelpilz (Bokorny, S. 204), bei 0,05 % wachsen Bakterien.	0,01 % tötet Infusorien. 1 : 50000 tötet in 2 Tagen alle Tiere (Infusorien, Rädertiere, Würmer, Insektenlarven) und alle Pflanzen (*Cladophora*, *Conferva*, *Spirogyra*, *Vaucheria*). 1 : 100000000 tötet langsam *Spirogyra* (l. c. S. 205).
Zinkvitriol.	„Das Leben der Fäulnispilze wird aber merkwürdigerweise nicht einmal durch 0,1 % Zinksulphat gänzlich gehindert“ (Bokorny, l. c. S. 209).	0,01 % tötet Infusorien in 24 Stunden (l. c. S. 209) und sogar 0,001 % tötet sie langsam. Wurzeln von Phanerogamen sterben bei 0,02 %.

Aber besonders erstaunlich ist der Unterschied zwischen der Beziehung des mykoiden und amöboiden Plasmas zu solchen für letztere starken Giften wie Blausäure, Morphium, Strychnin. Schmidt und Weis[172]) sagen in bezug darauf, „Die Wirkungsweise der spezifischen Gifte ist in den meisten Fällen höchst rätselhaft, ... während sie für den einen Organismus in den kleinsten Dosen tötend sein können, sind sie vielleicht für andere Organismen, selbst in großen Dosen, unschädlich. Dieses gilt z. B. für Cyanwasserstoff (Blausäure) und die Alkaloide (Strychnin, Morphin u. a.), die bekanntlich zu den für höhere Tiere gefährlichsten Giften gehören, während sie Hefepilzen und Bakterien bisweilen sogar als Nährstoffe dienen können.“

Pfeffer[173]) führt ebenso die bemerkenswerte Tatsache an, dass einige Pilze (nach seiner eigenen Beobachtung) das Amygdalin oder sogar das Cyankali als Nahrung aufnehmen und sich dieser für Tiere, wie bekannt, höchst giftigen Stoffe als Quelle bedienen, aus der sie den ihnen nötigen Stickstoff[174]) beziehen.

Währenddem wirken nach Klebs[175]) schon 0,05 % Strychnin schädlich auf einzellige Algen (*Euglena*, *Phacus*), und auch für höhere Gewächse sind diese Alkaloide starke Gifte, besonders Strychnin.

Ungewöhnlich ist auch die Widerstandsfähigkeit der Bakterien

171) Damit erklärt Bokorny ihre hohe Widerstandsfähigkeit.

172) Schmidt, Johs und Weis, Fr., Die Bakterien. Jena 1902, S. 171—172.

173) Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie, Bd. I, Leipzig 1897, S. 398.

174) Sehr interessant wäre es, ausführlichere und systematischere Experimente über dieses Thema vorzunehmen, auch die Cyanophyceen einschließend, deren Beziehung zu den Giften noch so viel wie gar nicht erforscht worden ist.

175) Klebs, G., Organisation einiger Flagellatengruppen. 1883, S. 59.

gegen Magensaft, worauf Růžička[176]) hingewiesen hat. „Das 51 Tage und länger der Magensafteinwirkung ausgesetzt gewesene Milzbrandbakterium bietet im wesentlichen dem Auge dasselbe mikroskopische Bild wie ein Anthraxbakterium, das soeben der lebenden Kultur entnommen wurde.“ In dieser Hinsicht sind die Bakterien ganz identisch mit den Zellkernen, welche, wie bekannt, auch vom Magensaft fast gar nicht angegriffen werden. Von welcher Zelle, ob sie nun von Tier oder Pflanze stammt, kann man dasselbe sagen? (Schluss folgt.)

Über den autokatalytischen Charakter der Kernsynthese bei der Entwickelung.

Von Jacques Loeb.

(From the Spreckels Physiological Laboratory of the University of California.)

Bei meinen Arbeiten über das Wesen des Befruchtungsvorgangs wurde ich zu der Ansicht geführt, dass die Entwickelungserregung darin besteht, dass die oberflächliche Schicht des Eizytoplasmas — die Rindenschicht — zytolysiert wird. Das Spermatozoon bewirkt diese Zytolyse durch ein Lysin; bei der künstlichen Parthenogenese wird das Lysin durch eins der zytolytischen Mittel ersetzt, welche in der Bakteriologie und Hämatologie bekannt und gebräuchlich sind[1]).

Nachdem die oberflächliche Schicht des Eizytoplasmas zytolisiert ist, beginnt die Entwickelung des Eis. Das Wesen dieser Entwickelung besteht in einer Beschleunigung der Oxydationsvorgänge im Ei, welche zu einer Synthese des Kernmaterials auf Kosten des Zytoplasmas führt[2]). Da ich gefunden hatte, dass ohne Sauerstoff diese Synthese ausbleibt, so ist es möglich, dass es sich bei der Bildung von Kernmaterial um eine oxydative Synthese handelt.

Bei dem Versuch, mir ein Bild von der chemischen Natur der Kernsynthese zu machen, wurde ich auf folgende Tatsache aufmerksam: dass nämlich die Masse der Kernsubstanz in der Reihe der aufeinanderfolgenden Zellteilungen (anfangs wenigstens) in geometrischer Progression zunimmt; ja dass man geradezu sagen kann, dass (in dieser Entwickelungsperiode) die während der Zeiteinheit gebildete Kernsubstanz der schon vorhandenen Kernmasse jedesmal angenähert proportional ist[3]).

Nun nimmt das Ei der Seetiere, an dem ich arbeitete, während dieser Entwickelungsperiode keine Nahrung von außen auf, die

176) Růžička, V., Weitere Untersuchungen über den Bau und der allgemeinen biologischen Natur der Bakterien. Arch. f. Hygiene, Bd. LI, 1904, S. 307.

1) Loeb. Die chemische Entwickelungserregung des tierischen Eies. Berlin 1909. Das Wesen der formativen Reizung. Berlin 1909.

2) Loeb. Über den chemischen Charakter des Befruchtungsvorgangs und seine Bedeutung für die Theorie der Lebenserscheinungen. Leipzig 1908.

3) Loeb. Biochem. Zeitschrift. Bd. II, S. 34, 1906.

Masse des Zytoplasmas kann also während dieser Periode nicht zunehmen. Andererseits wird die Masse des Zytoplasmas durch die Bildung von Kernsubstanz fortwährend vermindert. In der Reaktion Zytoplasma : Kernsubstanz wird also die aktive Masse des Ausgangsmaterials mit jeder Zellteilung vermindert und trotzdem nimmt — anfangs wenigstens — die Geschwindigkeit der Reaktion mit jeder neuen Zellteilung zu. Für dieses eigentümliche Verhalten gab es, soviel ich sehen konnte, nur eine Erklärung: nämlich dass die Kernsubstanz, das Reaktionsprodukt, selbst wieder als Katalysator auf die Kernsynthese wirkt[4]); dass also mit a. W. die Synthese der Kernsubstanz eine autokatalytische Reaktion ist. In diesem Falle ist es nämlich verständlich, dass zu Anfang der Entwickelung die Geschwindigkeit der Synthese der Kernsubstanz, anstatt stetig abzunehmen, zunimmt.

Die Annahme, dass die Kernsubstanz ein Ferment oder Enzym für ihre eigene Synthese ist, hat aber, wie ich glaube, noch eine weitergehende Bedeutung. Es ist sicher, dass die erste Entwickelung des Eies nur eine Modifikation des Eizytoplasmas ist und es ist deshalb verständlich, dass alle Hybride in den ersten Entwickelungsstadien nur mütterliche Eigenschaften haben. Für den Erwachsenen ist aber der Anteil des Vaters an der Vererbung im allgemeinen derselbe wie der der Mutter. Das weist darauf hin, dass der Kern, wenn nicht ausschließlich so doch in hervorragender Weise den Charakter der erblichen Eigenschaften des Erwachsenen bestimmt. Das Mendel'sche Segregationsgesetz lässt sich auf Grund dieses Umstandes in die Form fassen, dass die beiden Kernsubstanzen des Vaters und der Mutter ihre Individualität in den Nachkommen bewahren.

Nehmen wir nun an, dass der Kern ein Enzym für die Synthese von Kernsubstanz ist oder enthält; und dass der Kern einer Spezies oder Varietät nur als Katalysator für die Synthese des spezifischen Kernmaterials der betreffenden Spezies oder Varietät dienen kann, so wird der mysteriöse Umstand in den Lebenserscheinungen anschaulich, nämlich die Kontinuität der Lebewesen. Man möge es mir daher nicht verübeln, wenn ich meine Ansichten über die autokatalytische Natur der Kernsynthese gegen einige Missverständnisse von seiten des Herrn Enriques verteidige.

Herr Enriques greift die Richtigkeit meiner Ansichten über die autokatalytische Natur der Nukleinsynthese von zwei Seiten her an[5]). Sein erster Einwand lautet folgendermaßen. „Fangen wir ab ovo an, so haben wir hier, in Übereinstimmung mit den herrschenden Anschauungen, eine große Menge Zytoplasma und

4) Loeb, l. c.

5) P. Enriques, Biol. Centralbl. Bd. XXIX, S. 331, 1909.

wenig Kernstoff. Die Befruchtung verdoppelt den Kernstoff, ohne einen wesentlichen Einfluss auf die Plasmamenge auszuüben; und trotzdem fängt die Teilung der Zelle und das Wachstum gerade nun an, gerade im Augenblicke, wo das vermutete Ungleichgewicht zwischen Kern und Plasma augenscheinlich vermindert wird" (S. 333).

Der Leser, der mit meinen Arbeiten nicht vertraut ist, wird hieraus den Schluss ziehen müssen, dass ich die Verschmelzung des Samenkerns mit dem Eikern als die Ursache der Entwickelungserregung ansehe. Meine Versuche über künstliche Parthenogenese haben aber doch gerade diese Hypothese der Entwickelungserregung (welche von Oskar Hertwig herrührt) beseitigt. Nicht die Verdoppelung der Kernmasse (infolge des Eindringens des Spermatozoons) veranlasst, das bisher ruhende Ei sich zu entwickeln, sondern die Zytolyse der Rindenschicht des Eies durch ein im Spermatozoon enthaltenes Lysin oder durch ein sonstiges zytologisches Agens.

Ein zweiter Irrtum von Herrn Enriques liegt in folgenden Worten. „Die wiederholte Teilung des Eies macht die Kernmenge größer im Verhältnis zu dem Plasma, so dass man denken könnte, dass ein Gleichgewicht erreicht wird. Das Wachstum hört aber nicht auf." Enriques lässt hier einen wichtigen Umstand unberücksichtigt, nämlich die Nahrungsaufnahme. Wenn keine Nahrungsaufnahme stattfindet, so wird in der Tat ein Gleichgewicht erreicht und das Wachstum hört auf — ja noch mehr, bei Planarien findet bei dauerndem Hungern nicht nur Aufhören des Wachstums und Abnahme der Masse statt, ja sogar ein Zurückgehen auf eine mehr jugendliche Form. Ob dabei eine Abnahme der Kernmasse stattfindet, ist noch nicht untersucht.

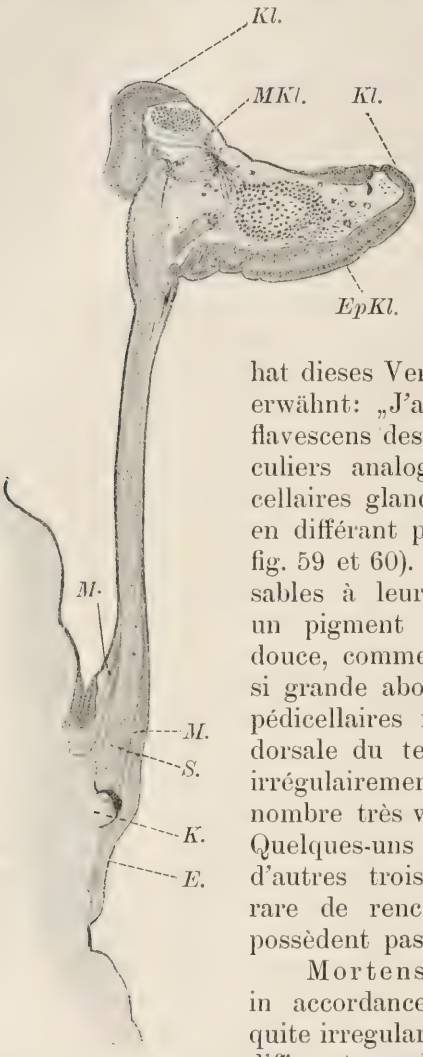
Schließlich noch eine Bemerkung: Der Umstand, dass es Wo. Ostwald und T. B. Robertson gelungen ist, zu zeigen, dass die schon von anderen Autoren angestellten quantitativen Untersuchungen über das Wachstum mathematisch genau der Annahme entsprechen, dass dem Wachstum autokatalytische Prozesse zugrunde liegen, ist doch wohl nach den in der Naturforschung geltenden Grundsätzen als eine Stütze meiner Auffassung anzusehen.

Über die Funktion und Autotomie der gemmiformen (globiferen) Pedicellarien.

Von Dr. A. Gandolfi Hornyold.
(Aus dem Biologischen Institut in Bergen.)
(Mit 1 Textfigur.)

Die gemmiformen Pedicellarien befinden sich auf der Dorsalseite des Tierkörpers sowohl in den Ambulakren als in den Interambulakren. Jedoch steht die größte Anzahl an dem dorsalen Teil des hinteren Ambulakrum, nämlich auf einem schmalen Bezirk, der

sich in der Mitte des letztgenannten etwa von dem Apex der Schale bis zum Anus erstreckt. Sie sind äußerst selten in dem vorderen, eingesenkten Ambulakrum zu finden. Ihre Zahl ist sehr verschieden, bei gewissen Exemplaren etwa 60, bei anderen 3—6; es ist aber ziemlich selten, Individuen zu finden, bei denen sie gänzlich fehlen.



Längsschnitt einer gemmiformen Pedicellarie von *Echinocardium*. Vergr. 90fach.

Bei Betrachtung des Tieres fallen diese Pedicellarien gleich ins Auge durch ihre prächtige dunkelrote Farbe und samtartiges Aussehen. Koehler (1) hat dieses Verhalten schon in folgender Weise erwähnt: „J'ai rencontré chez l'Echinocardium flavescens des pédicellaires gemmiformes particuliers analogue à certains égards aux pédicellaires glandulaires des Sphaerechinus, mais en différant par plusieurs caractères (pl. VII, fig. 59 et 60). Ils sont facilement reconnaissables à leur couleur pourpre foncé due à un pigment soluble dans l'alcool et l'eau douce, comme le pigment qu'on rencontre en si grande abondance chez le Spatangue. Ces pédicellaires ne s'observent que sur la face dorsale du test de l'Echinocardium, repartis irrégulairement au milieu des piquants, et en nombre très variable, suivant les echantillons. Quelques-uns en possèdent une vingtaine, d'autres trois ou quatre seulement. Il est rare de rencontrer des individus qui n'en possèdent pas du tout."

Mortensen (4) referiert „I find them, in accordance with Koehler, distributed quite irregularly over the abactinal side, in very different numbers, sometimes quite wanting."

Die gemmiformen Pedicellarien sind wichtige Verteidigungswaffen wie Prouho (2) und v. Uexküll (3) gezeigt haben, indem ihre Drüsen ein für Fremdtiere gefährliches Gift enthalten.

Den folgenden Versuch, der einen Einblick in diese Funktion gestattet, habe ich bei *Echinocardium flavescens* oft wiederholt. Setzt man auf die Dorsalseite in der Nähe der gemmiformen Pedi-

cellarien einen kleinen Anneliden, so ist bald zu sehen, dass die Stacheln auseinander fahren und die darunter gelegenen Pedicellarien zum Vorschein kommen, sich gegen den Wurm hinbewegen und öffnen. Falls der Wurm nahe genug kommt, wird er von den in der Nähe gelegenen Pedicellarien der Reihe nach gebissen, so dass er von mehreren Pedicellarien sukzessiv gefasst wird. Gleichzeitig fließt von dem Kopf der Pedicellarien reichlich eine rote Flüssigkeit aus.

Die Giftwirkung ist eine sehr intensive; denn der Wurm ringelt sich heftig und stirbt in wenigen Minuten. Die Pedicellarien lösen sich dann von der Schale ab und bleiben samt ihren Stiel am Wurm haften.

Durch dieses Verhalten lässt sich die große Variation in der Zahl der gemmiformen Pedicellarien bei verschiedenen Individuen erklären, denn nachdem sie gebissen haben, lösen sie sich in größerer oder kleinerer Anzahl, je nach der Größe des Gegners und der Dauer des Angriffs, von der Schale ab.

Was aber bei mikroskopischer Betrachtung der abgebrochenen Pedicellarien auffiel, war, dass sie sämtlich an der gleichen Stelle abgebrochen waren, und es lag der Gedanke nahe, dass eine besondere Einrichtung vorhanden sein musste, um diese so regelmäßige Ablösung zu bewirken, und ferner die Vermutung, dass die abgelösten Pedicellarien wohl durch Regeneration ersetzt werden können, da dieselben so wichtige Verteidigungswaffen für das Tier sind.

Um dies zu prüfen, habe ich mittelst Lupe und Binokularstativ Tiere genau abgesucht und bald vermutliche Regenerationsstadien gefunden. Um indessen experimentell festzustellen, inwiefern eine Regeneration wirklich stattfindet, habe ich bei vielen Individuen sämtliche Pedicellarien entfernt, indem ich sie kleine Würmer etc. beißen ließ; ich fand tatsächlich, dass eine solche Regeneration stattfindet. Dieser Vorgang dauert etwa einen Monat vom Abbrechen bis zu der völligen Ausbildung der neuen Pedicellarien.

Ich erwähnte soeben, dass die Pedicellarien immer an derselben Stelle abbrechen. Eine genauere Untersuchung zeigt, dass diese Stelle in dem Gelenke zwischen dem unteren Ende des Stieles (*S*) und der Schale liegt; die Pedicellarie ist hier auf einen kleinen Knopf (*K*) eingelenkt. Rings um den proximalen Teil des Stiels befindet sich ein Muskel (*M*), der zur Bewegung der Pedicellarie dient, ähnlich den Stachelmuskeln, die indessen sehr mächtig ausgebildet sind, im Vergleich mit den dünnen Muskellagern der Pedicellarien. Proximal befestigt sich der Pedicellarienmuskel an dem dem Gelenkknopf benachbarten Schalenteile, distalwärts inseriert er, immer dünner auslaufend, an dem Pedicellarienstiele. Das Ganze wird vom Körperepithel (*E*) bedeckt, das sich auch auf den Pedicellarienstiel fortsetzt.

Nachdem die Pedicellarie gebissen hat, reisst der dünne Muskel kurz über der Gelenkstelle durch, und die Pedicellarie löst sich vom Gelenkknopf ab. In der Tat sieht man bei mikroskopischer Betrachtung abgebrochener Pedicellarien an dem Stiel nahe dem proximalen Ende eine Verdickung, die durch dem Pedicellarienstiel noch anhaftende Muskelfasern gebildet wird, deren untere Enden durchrissen sind.

Es ist auch sehr leicht, die Ablösung der Pedicellarien mechanisch zu erzielen, sei es durch leichte Berührung mit einer Nadel oder durch Anspritzen eines Wasserstrahls mit einer Pipette. Und es scheint deshalb, als ob eine durch direkten Nervenreiz hervorgerufene Autotomie vorliegt und nicht etwa ein z. B. durch die heftigen Bewegungen eines gebissenen Feindes verursachtes Abreißen.

Zuletzt sei noch in bezug auf den mikroskopischen Bau der gemmiformen Pedicellarien erwähnt, dass sie in der Tat, wie schon von Mortensen angedeutet, anders gebaut sind, als die der regulären Seeigel, „The blade is a narrow closed tube, with a small slit at the point. There is evidently no gland in the interior of the blade; the edges of the basal part, as well as the apophysis are smooth."

Ein eigentlicher Drüsensack, wie er bei diesen vorhanden ist, fehlt hier. Die Epithelschicht jeder Klappe ist dagegen sehr dick (s. Figur) und besteht aus mehreren Arten von Zellen; darunter sind solche mit körnigem Inhalt (Giftzellen?) und, wenigstens bei jüngeren Pedicellarien, Schleimzellen.

Die ausführlichen Resultate meiner Arbeit hoffe ich bald veröffentlichen zu können.

Zum Schlusse sei es mir gestattet, Herrn Dr. Appellöf für das stete Interesse an dem Fortgang meiner Arbeit meinen besten Dank zu sagen.

Literaturverzeichnis.

1. R. Koehler, Recherches sur les Echinides des cotes de Provence. Annales du Musée d'Histoire Naturelle de Marseille 1883, Tôme I, p. 24—25, 7 pl.
2. H. Prouho, Du rôle des pédicellaires gemmiformes des Oursins (C. R. Ac. Sc. Paris, vol. III, p. 62—64), 1890.
3. J. v. Uexküll, Die Physiologie der Pedicellarien. Zeitschr. f. Biolog., N.F., 19. Bd., 1899.
4. Th. Mortensen, The Danish Ingolf Expedition, Vol. IV, Part. II, p. 134, 1907.

Figurenerklärung.

K. = Klappe,
MKl. = Muskel der Klappe,
EpKl. = Epithel der Klappe,
M. = Bewegungsmuskel der Pedicellarie.
S. = Stiel.
K. = Gelenkknopf,
E. = Epithel.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. - Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Der Abonnementspreis für 24 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einsenden zu wollen.

Bd. XXX. **1. Juni 1910.** **№ 11.**

Inhalt: **Mereschkowsky**, Theorie der zwei Plasmaarten als Grundlage der Symbiogenesis, einer neuen Lehre von der Entstehung der Organismen (Schluss). — **Braem**, Die ungeschlechtliche Fortpflanzung als Vorläufer der geschlechtlichen. — **Ewald**, Über Orientierung, Lokomotion und Lichtreaktionen einiger Cladoceren und deren Bedeutung für die Theorie der Tropismen. — **Liesgang**, Beiträge zu einer Kolloidchemie des Lebens.

Theorie der zwei Plasmaarten als Grundlage der Symbiogenesis, einer neuen Lehre von der Entstehung der Organismen.

Von **Prof. Dr. C. Mereschkowsky.**

(Schluss).

Man hat die merkwürdige Fähigkeit der Bakterien und Pilze, den schädlichen Einflüssen solcher Gifte wie starke Kupfervitriollösung oder Eisenvitriollösung, Cyankali u. s. w. zu widerstehen, dadurch zu erklären versucht, dass diese Gifte gar nicht bis zum Protoplasma durchdringen, indem sie von der äußeren Zellmembran oder der äußersten Protoplasmaschicht zurückgehalten werden. Solch eine Erklärung ist aber in manchen Fällen faktisch nicht richtig, so z. B. in bezug auf starke Kochsalzlösungen, welche, wie bekannt, leicht durch die Zellmembran der Bakterien durchgeht; ebenso wenn solche Stoffe wie Cyankali, Morphium, Strychnin, den Mykoiden als Nahrung dienen, müssen sie aller Wahrscheinlichkeit nach ins Innere der Zelle eindringen. Besonders unanwendbar aber ist diese Erklärung in bezug auf Bakterien, „die ja, wie bekannt, leichter und rascher als andere Zellen gelöste Substanzen durch

Diffusion in sich aufnehmen“[177]). In der Tat ist es ja ganz unzulässig, den Widerstand gegen Gifte bei solchen Organismen, welche „leichter und rascher gelöste Substanzen durchlassen“ als andere, gerade dadurch erklären zu wollen, dass sie die Gifte nicht durch die Membran durchlassen!

Wenn aber auch bewiesen wäre, dass die obenerwähnten Gifte, durch die Membrau nicht bis zum Protoplasma gelassen werden, so würde das die Bedeutung der oben beschriebenen Tatsachen durchaus nicht verkleinern, denn es müssen zwei sich sehr scharf voneinander unterscheidende Plasmen sein, die in einem Falle eine Zellmembran oder äußere Protoplasmaschicht bilden können, welche $^1/_{50\,000\,000}$ Kupfervitriol leicht durchlässt und im anderen Falle solche Häutchen bilden, welche dieses Gift in so hoher Konzentration, wie sie zur Galvanoplastik gebraucht wird, nicht durchlässt.

Die große Widerstandsfähigkeit des Mykoplasmas im Vergleich zum Amöboplasma zeigt sich ebenso in der Art der Ernährung und in der Wahl der Nahrungsstoffe, welche für den einen und den anderen tauglich sind. Das Amöboplasma fordert sehr zarte, delikate Speisen, sein Menu besteht aus Eiweiß, Protoplasma, Fetten, Stärke und anderen Kohlehydraten. Das Mykoplasma verspeist alles mögliche und unmögliche, ist sogar mit so grober und unverdaulicher Nahrung zufrieden, das von derselben jedes Amöboplasma unausbleiblich umkommen müsste. — Benecke[178]) fand z. B. ein Bakterium (*Bacillus chitinovorus*), welcher sich von Chitin ernährt. Der bekannte französische Bakteriologe Miquel[179]) beobachtete Bakterien, welche sich von Kautschuk nähren, einen Teil seines Stoffes assimilierend und Schwefelwasserstoff ausscheidend. Rahn[180]) zeigte, dass ein Pilz (*Penicillium*) sich von Paraffin oder paraffinartigen Kohlenwasserstoffen nähren kann, dieselbe als Kohlenstoffquelle benutzend. Es gibt auch Pilze, aus der Gruppe der Ascomyceten, welche sich von Horn nähren; hierher gehören *Onygena equina* und *Onygena corrina*[181]). Oben haben wir gesehen, dass das Mykoplasma sich von Cyansäure, Cyankali, Morphium, Strychnin nährt, und im Kapitel IV haben wir gesehen, dass das Mykoplasma und nur dieses allein imstande ist, sich von unorganischen Salzen und Gasen zu nähren, Eiweiß aus ihnen produzierend.

177) Fischer, H., Die chemischen Bestandteile der Schizomyceten und der Eumyceten, in Lafar, Handb. d. techn. Mykologie, Bd. I, Jena 1904, S. 224.

178) Benecke, W., Über *Bacillus chitinovorus*, einen Chitin zersetzenden Spaltpilz. Botan. Ztg. 1905, I. Abt., S. 227.

179) Perrier, Les colonies animales. 2. Aufl., 1898, S. 39.

180) Rahn, O., Centralblatt für Bakteriologie (II), Bd. XVI, 1906, S. 382.

181) Ward, H., Marshall, *Onygena equina* Willd, a horn destroying Fungus. Philosoph. Transact. of the Royal Soc. London. Series B, Bd. 191, 1899, S. 269.

So tief können sich in bezug auf Nahrung aber nur solche zwei Plasmas unterscheiden, die in ihrer innersten Natur wesentlich voneinander verschieden sind.

Mit der ungewöhnlichen Widerstandsfähigkeit des Mykoplasmas in bezug auf hohe Temperaturen, ebenso mit seiner Fähigkeit ohne Sauerstoff auszukommen, haben wir uns oben (s. Kapitel II u. III) bekannt gemacht. Als Endresultat kommen wir auf diese Weise zum Schlusse, dass das Mykoplasma sich durch viel größere Robustheit und Widerstandsfähigkeit im allgemeinen auszeichnet, durch die Fähigkeit, stärker allen schädlichen physischen und chemischen Einflüssen zu widerstehen als das Amöboplasma.

VIII. Die übrigen Unterschiede.

1. — Das Mykoplasma unterscheidet sich, wie es scheint, vom Amöboplasma durch Anwesenheit von Eisen (in gebundenem Zustande). Grund, um dieses vorauszusetzen, haben wir in den Forschungen Macallum's[182]), welche zeigen, dass der größte Teil des in den Zellen gebundenen Eisens bisweilen auch seine ganze Masse bei höheren Tieren und Pflanzen in den Zellkernen enthalten ist und zwar speziell im Chromatinnetz oder in den Chromosomen.

Andererseits ist Eisen auch in Chromatophoren und in freilebenden Mykoiden konstatiert. So ist es bei den Bakterien[183]) gefunden und nach den Versuchen von Raulin[184]) und Molisch[185]) erscheint es als unumgänglicher Teil, auch der Pilze. Dass sich ohne Eisen keine normalen Chromatophoren entwickeln können, ist eine allgemein bekannte Tatsache: ohne Eisen wird die Pflanze chlorotisch, entwickelt sich schwach und geht schließlich zugrunde. Die Analyse der chemischen Bestandteile der Bakterien und Pilze zeigt ebenfalls überall die Gegenwart von Eisen[186]): die Essigbakterie enthält 8,15% Fe_2O_3, Flechten 5,5 – 6,6%, die Sporen der Schimmelpilze 5%. In der Mehrzahl der Fälle ist aber die Eisenmenge weniger bedeutend als in den angeführten Beispielen und gewöhnlich niedriger als 1%, wenn es auch bei der Trüffel auf 5% steigt

182) Macallum, A., On the distribution of assimilated iron compounds other than Haemoglobin and Haematin, in animal and vegetabl cells. Quart. Journ. of microsc. Sc. Bd. 38, 1896.

183) Stoklasa für *Bacillus megaterium*, s. Lafar, Handb. d. techn. Mykologie, Bd. I, 1904, S. 397.

184) Raulein, Anales des sc. natur. Sér. V, Bd. XI, 1869, S. 93.

185) Molisch, H., Die Pflanze in ihren Beziehungen zu Eisen. Jena 1892. — Wehmer (Wehmer, C., Zur Frage nach dem Werte der einzelnen Mineralsalze für Pilze. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch., Bd. XIII, 1895, S. 257) meint allerdings, dass das Eisen nicht unumgänglich nötig für die Entwickelung der Pilze sei.

186) Fischer, H., Die chemischen Bestandteile der Schizomyceten und der Eumyceten, Lafar, Handb. d. techn. Mykologie, Bd. I, 1904 S. 227.

(Chatin) und diese Menge bleibt sogar auf sehr eisenarmem Boden die gleiche.

Wenn die Beobachtungen Justus'[187]) richtig sind, wonach jeder Zellkern Jod enthält, so ist es möglich, dass die Gegenwart dieses Elements ebenfalls eine unterscheidende Eigentümlichkeit des Mykoplasmas ist.

2. — Das Mykoplasma der freilebenden Mykoiden ist immer mit einer Membran umhüllt, das Amöboplasma ist nicht selten nackt. — Doch selbst dann, wenn das Amöboplasma von einem Häutchen bedeckt ist, wie es die Pflanzen haben, bemerkt man den scharfen Unterschied in der chemischen Zusammensetzung der Membran der Mykoiden einerseits und der Amöboiden andererseits. Den Pflanzen ist eine Membran aus Kohlehydraten, hauptsächlich aus Cellulose, eigentümlich, und diese Eigentümlichkeit erscheint so charakteristisch, dass Bonnier und Leclerc du Sablon[188]) die Unterschiede zwischen Tier und Pflanze feststellend, eben auf diese Fähigkeit des Pflanzenplasmas Cellulose zu produzieren, als auf einen Hauptunterschied hinweisen. „La présence ou l'absence de la cellulose est encore le moins mauvais des critériums que nous ayons examinés".

Die Mykoiden haben eine ganz andere Zellmembran; sie besteht aus stickstoffhaltigen Stoffen, in einigen Fällen sich dem Chitin nähernd (Chitosan), in anderen den Eiweißstoffen näherstehend.

Bei den Bakterien besteht die Zellmembran nach Schmidt und Weis[189]) aus Eiweißstoffen, nahe dem Protoplasma, obschon die Mehrzahl der Autoren für die Bakterienzellmembran ungefähr dieselbe Zusammensetzung wie für die Pilze annimmt; die früheren Hinweise auf die Gegenwart von Cellulose in der Membran der Bakterien haben sich nicht bestätigt.

Über die Pilze haben wir umständliche Untersuchungen von Van Wisselingh[190]), nach welchen die Zellmembran der Pilze aus Stickstoff besteht und Stoffe enthält (Chitin nach seiner Meinung), welche bei *Saprolegnieae* und *Perenosporeae*, d. h. bei Phyco-

187) Justus, J., Virchow's Archiv, Bd. CLXX, 1902, S. 501, ebendaselbst Bd. CLXXVII, 1907.

188) Bonnier, G. und Leclerc du Sablon, Cours de Botanique. Bd. I, Paris 1905, S. 16.

189) Schmidt, Johs und Weis, Fr., Die Bakterien. Jena 1902, S. 21 u. 22.

190) Wisselingh, C. von, Mikrochemische Untersuchungen über die Zellwände der *Fungi*. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXXI, 1898, S. 619. — Siehe die zahlreichen Arbeiten über diesen Gegenstand von Winterstein, Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1893, 1894, 1895, ebenso auch in Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. XIX, 1894 u. 1895) und die Arbeit von Iwanoff.

myceten[191]) fehlen, wo das Zellhäutchen aus Cellulose besteht, was auch Mangin[192]) mikrochemisch bestätigt.

Zuletzt, was die Cyanophyceen anbelangt, bei welchen wir, dank der Gegenwart von Chlorophyll am ehesten Cellulosemembran zu finden hoffen dürfen, so kommt auch hier Kohl[193]) zu dem Schlusse, dass in der Mehrzahl der Fälle die Zellhaut der vegetativen Zelle aus Chitin besteht und nur bei den Heterocysten besteht sie aus Cellulose.

3. — Außer allen aufgezählten Unterschieden in chemischer und physiologischer Beziehung, welche zwischen Mykoplasma und Amöboplasma existieren, kann man noch auf einige morphologische Unterschiede hinweisen. Jedem, der die eigentümliche Gestalt, welchen die Hutpilze, Bauchpilze, Feuerschwämme bilden, mit einer echten Pflanze, sei es eine Alge, Moos, Farrenkraut oder Blütenpflanze vergleicht, muss sofort der ungeheure Unterschied zwischen dem einen und dem anderen Gewächs schon dem äußeren Aussehen nach in die Augen fallen.

Die Welt der Pilze mit ihren bizarren Formen macht den Eindruck von etwas höchst Sonderbaren, uns Fremdartigen, als ob es Organismen nicht von unserem Planeten wären, sondern von irgendeiner anderen Welt gekommen. Kein anderer Pflanzenorganismus macht einen solchen fremdartigen Eindruck.

Aber auch die innere Morphologie, d. h. der anatomische Bau beider Reiche — des Pflanzenreiches und des Pilzreiches — stellt uns einen tiefen und prinzipiellen Unterschied dar[194]).

Die Pflanzen sind aus Geweben aufgebaut, die Pilze haben nie echte Gewebe. Angefangen mit den allereinfachsten Pilzen und endigend mit den kompliziertesten, sind sie immer und in allen ihren Teilen ausschließlich aus Verflechtung von Hyphen oder

191) Übrigens begegnet man chitinähnlichen Stoffen augenscheinlich bisweilen auch bei den mukoinen Phycomyceten. Siehe Bachmann in Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXXIV, 1900.

192) Mangin, L., Comptes rend. d. l'Acad. d. sc. Paris, Bd. XVII, 1893, S. 816. — Die mikrochemischen Methoden sind übrigens wenig zuverlässig, weshalb Mangin auch bisweilen zu falschen Schlüssen kommt, z. B. in bezug auf die Gegenwart von Cellulose bei den Flechten *Usnea barbata*, was Wisselingh nicht bestätigt. Bei den Flechten konnte der letzte Autor ohne jeden Zweifel die Gegenwart von Chitin in den Sporenhäutchen konstatieren.

193) Kohl, F., Organisation und Physiologie der Cyanophyceenzellen. 1903.

194) Und zu verwundern ist es nicht, dass dem so ist, denn wie schon längst von Claude Bernard behauptet wurde, ist der morphologische Unterschied nichts anderes als die Folge und der Ausdruck der chemischen Unterschiede. Im botanischen Gebiete wurde dieser Gedanke von Sachs entwickelt (Stoff und Form der Pflanzenorgane. Arb. d. botan. Inst. in Würzburg. Heft 3, 1880, S. 452 ff.). — Siehe aber die Kritik dieser Theorie von Vöchting (Bot. Zeit. 1880, S. 609 ff. u. Pringsh. Jahrb. 1885, S. 24 ff.) und von Reinke (Pringsh. Jahrb. Bd. XXXI, 1898, S. 252 ff.).

Pilzfäden aufgebaut, welche alle gleichzeitig wachsen, damit auch das ungewöhnlich rasche Wachstum bedingend, welcher die Pilze charakterisiert.

4. — Wir haben vollen Grund vorauszusetzen, dass das Mykoplasma eine bedeutend kompliziertere Struktur besitzt als das Amöboplasma.

Das entspringt aus der Rolle, welches das Mykoplasma in bezug auf die Vererbung spielt. Wenn meine Theorie über die Entstehung der Zellkerne, welche ich in meiner nächsten Arbeit darlegen werde, richtig ist, so erscheint das Mykoplasma als der Träger der Vererbung: denn die Chromosomen und namentlich die Chromiolen können nur aus diesem Plasma, aber nicht aus dem Amöboplasma gebaut sein.

Erinnern wir uns jetzt, welche komplizierte Erscheinungen durch die Chromiolen, besonders bei den höheren Organismen, vererbt werden. Nicht nur alle Details ihrer Organisation, nicht nur die kleinsten Flecken der Färbung, sondern auch die psychischen Eigenschaften, Neigungen, Talente, werden von einer Generation der anderen übergeben und müssen deshalb, wenn auch in ursprünglicher und vereinfachter Form, in den bei stärkster Vergrößerung kaum sichtbaren Körnchen — den Chromiolen — irgendwie ausgedrückt sein. Wenn wir das alles im Auge behalten, so müssen wir unausweichlich solche Kompliziertheiten im Baue der Chromiolen zulassen, welche an das Unmögliche grenzt[195]).

Und währenddessen haben wir faktisch keinen Grund, eine ähnliche Kompliziertheit der Struktur im Amöboplasma zuzulassen.

IX. Schlussfolgerungen aus der Theorie der zwei Plasmaarten.

Wir haben in den vorhergehenden Kapiteln gesehen, dass eine Reihe tiefer Unterschiede zwischen den beiden Gruppen der Organismen herrscht, welche wir Mykoiden und Amöboiden genannt haben, dass jedem derselben ein Plasma zugrunde liegt, welches derart abweichende Eigenschaften besitzt, dass wir darauf das Vorhandensein ernster Unterschiede im Bau dieser zwei Plasmen zulassen müssen.

195) Möglich wäre es, dass diese ungemeine Kompliziertheit der Struktur des Mykoplasmas mit einer anderen Eigenschaft dieses Plasmas — seiner Unbeweglichkeit in direktem Verbande steht. Denn eine sehr mobile Substanz kann nie den hohen Grad der Kompliziertheit erreichen, den eine wenig mobile Substanz erreichen kann.

Und dieser Umstand wiederum ist vielleicht mit der größeren Dichtigkeit des Mykoplasmas, die wir diesem Plasma voraussichtlich zuschreiben können und die seine große Resistenz gegen hohe Temperaturen erklären würde, in Zusammenhang zu bringen.

Auf diese Art sind wir, anstatt eine Einheit der organischen Natur anzunehmen, gezwungen, ihre Zweiheit anzuerkennen.

Aber daraus entspringt eine ganze Reihe von Schlussfolgerungen, welche wir hier in Kürze durchgehen.

Wenn es zwei nach ihren Eigenschaften prinzipiell getrennte Plasmen gibt und entsprechend diesem zwei Welten organischer Lebewesen, so kann das nur dadurch erklärt werden, dass beide Plasmen unabhängig voneinander entstanden sind und dabei unter ganz verschiedenen Bedingungen, folglich in verschiedenen Epochen der Erdgeschichte.

Die Erdgeschichte, soviel sie die Frage über die Entstehung des Lebens und der Organismen berührt, kann man in folgende vier Epochen einteilen, welche wahrscheinlich sehr verschiedene Zeiträume umfassten.

I. Epoche. Feurig glühender Zustand der Erdoberfläche.

II. Epoche. Die Erde ist nicht mehr glühend, aber noch sehr erwärmt (über 100° C.) und desbalb absolut trocken.

III. Epoche. Die Oberfläche der Erde ist mit kochendem oder heißem Wasser mit einer Temperatur von 50—100° C. bedeckt.

IV. Epoche. Die Temperatur des Wassers fällt unter 50° C.

In welcher dieser Epochen konnte nun das Leben erscheinen?

Nach Pflüger[196]) konnten seine Anfänge als Hilfsmaterial, wie Cyanverbindungen und einige andere Radikale des Eiweißes schon dann erscheinen, als die Erde sich noch im glühend-feurigen Zustande befand, da diese Stoffe zu ihrer Bildung einer sehr hohen Temperatur bedürfen. Aber das Leben selbst, d. h. lebendes Protoplasma, konnte erst mit dem Erscheinen des Wassers auf der Oberfläche der Erde auftreten. Das können wir daraus schließen:

1. dass wir nicht einen einzigen, absolut trockenen Organismus kennen, alle Organismen brauchen zu ihrem Leben eine bestimmte Quantität Feuchtigkeit, wenn nicht äußerlich, so doch innerlich, und 2. dass im Wasser, also in Lösungen, alle chemischen Prozesse leichter vor sich gehen, und so ist es ganz natürlich, vorauszusetzen, dass ein so schwieriger chemischer Prozess, wie ohne Zweifel die Bildung des lebenden Protoplasmas war, im Wasser vor sich ging unter Bedingungen, die viel günstiger waren als ein trockener Zustand des Mediums.

Und so konnten die ersten Organismen nur in der dritten oder vierten Epoche der Erdgeschichte erscheinen. Aber in welcher von diesen beiden?

Die Eigenschaften des Mykoplasmas, mit welchen wir uns oben bekannt gemacht haben, geben uns die Möglichkeit, auf diese Frage

196) Pflüger, Über die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen. — Pflüg. Arch. f. Physiol., Bd. X, 1875.

detaillierter zu antworten als es früher möglich war. Das Mykoplasma konnte ganz gut in der dritten Epoche erscheinen, als das Wasser noch heiß und kochend war, gesättigt mit jeglichen Mineralstoffen und frei von Sauerstoff. Die rauhen Bedingungen, unter welchen dieses Plasma entstand, würden dann auch die wunderbaren Eigenschaften erklären, welche es besitzt, seine ungewöhnliche Widerstandsfähigkeit gegen hohe Temperaturen, starke Lösungen verschiedener schädlicher Stoffe, seine Fähigkeit, ohne Sauerstoff zu leben, sein Eiweiß nur aus Mineralstoffen zu produzieren u. s. w.

Wie waren nun die ersten Organismen beschaffen, welche in dieser Epoche auf der Erde erschienen. Es waren ohne Zweifel die einfachsten der uns bekannten Organismen - die Bakterien, wie dieses aus der untenangeführten Vergleichstabelle ersichtlich, in welcher auf der einen Seite alle Forderungen angeführt sind, welche den ersten Organismen, falls sie in der dritten Epoche entstanden sind, gestellt werden können und auf der anderen Seite die morphologischen und physiologischen Eigenschaften der Bakterien aufgezählt sind, welche, wie ersichtlich, sich als vollständig zusammenfallend mit diesen Forderungen erweisen.

Forderungen, welche unumgänglich an die ersten Organismen gestellt werden müssen.	Eigenschaften der Bakterien, welche diesen Forderungen entsprechen.
1. Minimale Größe, unerreichbar für das Mikroskop.	1. Die bakteriellen Nebel bestehen aus unter dem Mikroskop unsichtbaren bakterienartigen Organismen — den Biokokken[197]).
2. Abwesenheit von Organisation.	2. Bei solch einer geringen Größe, entsprechend dem Gesetze der Abhängigkeit der Organisation von der Größe, können die Biokokken keine Organisation haben.
3. Fähigkeit, hohe Temperaturen nahe am Kochpunkte auszuhalten.	3. Die Bakterien vertragen in vegetativem Zustande eine Temperatur bis 98°, in reproduktivem Zustande bis 150°.
4. Fähigkeit, ohne Sauerstoff leben zu können.	4. Die größte Mehrzahl der Bakterien kann ohne Sauerstoff leben.
5. Fähigkeit, Eiweiße und Kohlehydrate (letzteres ohne Vermittlung des Chlorophylls) aus unorganischen Stoffen zu bilden.	5. Die Bakterien sind fähig, Eiweiß und Kohlehydrate (letzteres ohne Vermittlung des Chlorophylls) aus unorganischen Stoffen zu bilden.
6. Widerstandsfähigkeit in bezug auf Lauge, starke Salzlösungen, Schwefelverbindungen und verschiedene Giftstoffe.	6. Bakterien vertragen Lauge, stark konzentrierte Salze, Schwefelwasserstoff, große Dosen verschiedener Giftstoffe.

197) Siehe darüber: Löffler und Frosch, Berichte der Kommission zur Erforschung der Maul- und Klauenseuche bei dem Institut für Infektionskrankheiten

Dieses merkwürdige Zusammenfallen der Eigenschaften der Bakterien mit den Forderungen, welche wir an die ersten Organismen stellten, gibt uns das volle Recht, zu behaupten, dass letztere eben Bakterien waren. Außerdem, da unsere Forderungen von der Voraussetzung ausgingen, dass die Organismen in der dritten Epoche der Erdgeschichte auftraten, als das Wasser eine Temperatur höher als 50° besaß, die Bakterien sich aber als diese Forderungen vollständig erfüllend erwiesen, so haben wir das Recht, vorauszusetzen, dass die Organismen schon in dieser dritten Epoche der Erdgeschichte erschienen. Das erste lebende Plasma, welches auf der Erde erschien, musste sehr widerstandsfähig und vollständig ausgerüstet für die rauhen Bedingungen sein, welche damals auf der Erde herrschten. Und dieses Plasma war eben das Mykoplasma.

Also gab es eine Zeit, wo die einzigen Bewohner der Erde Bakterien waren. Die heißen, stellenweise noch kochenden Wasser dieser Meere, reich an Lauge, Salzen, Schwefelverbindungen, aber des Sauerstoffs entbehrend, wimmelten von zahlreichen Bakterien, welche entweder als sich weit erstreckende gallertige Schichten, die den Meeresgrund bedeckten oder als schwimmende gallertartige Klumpen und Platten auftraten oder zuletzt sich einfach als trübes Wasser aus einzelnen Lebewesen zusammensetzt, kundgaben. — Ganze tausende und hunderttausende Jahre fuhren wohl solche Bedingungen auf der Erde fort zu existieren, und dabei hatten die Bakterien Zeit, sich stark abzuändern. Aus einfachen unorganisierten Biokokken bildeten sich verschiedene andere größere und zusammengesetztere Formen heraus und zuletzt entwickelten sich aus den Bakterien auch andere, viel höher organisierte Gruppen von Organismen — Pilze und Cyanophyceen.

Die hier vorgeschlagene Theorie der Entstehung der Organismen hat noch den Vorteil, dass sie sich in voller Übereinstimmung mit der Theorie Pflüger's von der Entstehung des Lebens auf der Erde befindet, von welcher Verworn sagt, dass es nicht eine einzige Tatsache gäbe, mit welcher man sie widerlegen könnte.

Die Theorie der Entstehung des Mykoplasmas in der dritten Epoche der Erdgeschichte, welche als Folgerung der Theorie der zwei Plasmaarten erscheint, kommt der Theorie Pflüger's entgegen, in gewissem Sinne als ihre Fortsetzung erscheinend. Wenn, wie es gewöhnlich angenommen wird, die Organismen in der vierten Epoche erschienen wären, d. h. in der Periode der erkaltenden

---

in Berlin. Centralbl. f. Bakter., I. Abt., Bd. XXIII, S. 371. — Nocard et Roux, Annales del Institut Pasteur, 1898, Nr. 4. — Errera, L., Recueil de l'Institut botanique, université de Bruxelles, 1903. — Lafar, Handb. d. techn. Mykol., Bd. I, 1904, S. 32 u. 35.

Gewässer, so müsste zwischen dem Momente der Entstehung der Elemente des lebenden Protoplasmas — den Bausteinen, aus welchen es konstituiert wurde, d. h. der cyanischen und anderen Radikalen, welche zu ihrer Bildung sehr hohe Temperaturen fordern — und dem Momente der Zusammensetzung dieser Radikalen in lebendes Plasma, dann eine ungeheure große Lücke entstehen. Diese zwei Momente wären dann nicht zusammenzubringen. Meine Theorie bringt uns nicht zu einer derartigen Lücke, sie lässt die Ununterbrochenheit des Prozesses der Lebensbildung zu. In der Zeit, als auf den Polen der Erde die Oberfläche schon so erkaltet war, dass sich auf derselben die ersten noch kochenden Gewässer bilden konnten, konnte die Temperatur auf dem Äquator stellenweise noch genügend heiß sein zur Bildung oder wenigstens zur Bewahrung derjenigen Radikale, welche, in Berührung mit dem kochenden Wasser kommend, die ersten Körnchen der lebenden Materie bilden mussten. — Dieser Übergangsmoment, wo einerseits irgendwo noch Reste der zweiten Epoche herrschten, andererseits auf den Polen schon Anfänge der Bedingungen der dritten Epoche sich zeigten, war wahrscheinlich der Moment der Bildung des Mykoplasmas. Früher mangelte es an der unumgänglichen Bedingung zum Dasein des Lebens, dem Wasser, später konnten sich die Elemente, welche unumgänglich zur Bildung des Plasmas waren, d. h. die Bausteine, aus denen es sich aufbaute, bei stark veränderten Bedingungen nicht mehr halten, sie fingen an zu zerfallen, zu vergehen, und neu bilden konnten sie sich nicht mehr. Kraft dieses verschwanden in der Folge die Bedingungen zur Bildung des lebenden Mykoplasmas und die weitere Entwickelung des Lebens konnte nur nach dem Prinzip: omne vivum e vivo vor sich gehen. So entstand zugleich eine der hauptsächlichsten unterscheidenden Besonderheiten des Lebens, — die Fähigkeit, sich zu vermehren, d. h. neuen Geschöpfen aus lebenden Teilchen des alten den Anfang zu geben. Denn es konnten nur solche Teilchen Eiweißes gedeihen, welche diese Fähigkeit besaßen, und würden nicht solche entstanden sein, so gäbe es überhaupt kein Leben auf der Erde. — Das ganze weitere Auftreten von lebendem Mykoplasma erscheint auf diese Weise einfach als Wuchs des ursprünglichen Plasmas, als dessen unmittelbare Fortsetzung.

Nur nachdem die Temperatur des Wassers unter 50° C. gesunken war und auf der Erde reichlich organische Nahrung in Gestalt der Bakterien erschien, konnte sich das zweite Plasma — das Amöboplasma — zeigen. Ganz andere Bedingungen, welche in der Epoche seiner Entstehung herrschten, Bedingungen, die viel weniger rauh waren als die, welche bei Entstehung des mykoiden Plasmas herrschten, riefen ganz andere Eigenschaften hervor, welche das Amöboplasma charakterisieren.

Dieses Plasma trat aller Wahrscheinlichkeit nach in Form kleiner Klümpchen[198]) auf, als kleine kernlose Moneren, die sich amöbenartig auf dem Meeresgrunde bewegten und die dort in Überfluss vorhandenen Bakterien verzehrten.

In der Mehrzahl der Fälle wurden wohl die Bakterien von den Moneren verdaut, es mussten sich aber auch zwischen den Mikrokokken solche Arten treffen, welche die Fähigkeit hatten, der verdauenden Kraft der Moneren zu widerstehen. Solche Bakterien blieben im Innern des Körpers der Monere leben und bildeten mit ihr eine Symbiose; diese symbiotisch lebenden Mikrokokken, anfangs ungeordnet, diffus zerstreut im Körper des Moners, dann sich in Form einer gesonderten Gruppe im Zentrum gruppierend und zuletzt sich sogar mit einem Häutchen überziehend, bildeten den Zellkern[199]). Der Zellkern gab den Moneren vollständig neue Möglichkeiten im Sinne ihrer weiteren Evolution. Ohne diese Symbiose wären die kernlosen Moneren für immer verurteilt, dieselben niedrigen Lebensformen zu bleiben, welche sie ursprünglich waren. Ohne Eindringen der Bakterien — dieser Fermentbildner par excellence — ins Innere der ursprünglich kernlosen Moneren, hätten wir keine Tiere und kein Pflanzenreich mit der endlosen Mannigfaltigkeit ihrer Formen, Mannigfaltigkeit, die ja schließlich durch nichts anderes bedingt ist als durch die Mannigfaltigkeit der Fermente, welche, wie bekannt, aus den Zellkernen entspringen und die ganze organische Welt würde einerseits vertreten sein durch das große und verschiedenartige Reich der Pilze und andererseits — von einförmigen geringfügigen Moneren.

Als sich aus den Bakterien — unter welchen es schon verschieden gefärbte Formen gibt: rote, gelbe, grüne — vermittelst Verstärkung der Pigmentbildung die Cyanophyceen bildeten, so drangen diese letzteren in die zu der Zeit schon vorkommenden aus einer Symbiose der Bakterien mit kernlosen Moneren entstandenen zahlreichen Amöben und Flagellaten, als neue Symbionten, ein und gaben damit mit einem Male den Anfang zur Bildung einiger (von 6—9) selbständiger, unabhängig voneinander sprossenden Baumstämme des Pflanzenreiches. Solch eine im hohen Grade polyphyletische Entstehung der Pflanzenwelt, welche jetzt als end-

198) Die vor kurzem in dieser Zeitschrift vorgebrachte Theorie, nach welcher zuerst eine kontinuierliche Masse organischer lebender Materie entstand, welche dann in mehrere einzelne Teilchen zerfiel, hält keine Kritik aus; sie befindet sich im direkten Gegensatze mit dem allgemeinen Gesetze der Evolution der Organismen, nach welchem die Evolution vom kleinen und einfachen zum großen und zusammengesetzten steigt (siehe meinen Kursus der allgemeinen Botanik, russisch).

199) Der Teil meiner Lehre von der Entstehung der Organismen, welcher die Zelle, seine Natur und Entstehung behandelt, bildet den Gegenstand eines besonderen Artikels, in welchem Tatsachen vorgestellt werden, die als Grund für die Sätze dienen, welche hier nur kurz geäußert sind.

gültig festgestellt angenommen werden kann, erscheint als Konsequenz der Tatsache, dass in die Flagellaten einerseits verschiedene Cyanophyceen (grüne, braune, rote) eindrangen, andererseits dass dieses Eindringen der Cyanophyceen in verschieden gebaute Flagellaten stattfand, bald in solche mit einem Geißelfaden, bald in solche mit zwei gleichen, dann wieder mit zwei ungleichen Geißelfäden ausgerüstet.

Die übrigen Amöben und Flagellaten, welche mit den Cyanophyceen nicht in Symbiose traten, fuhren fort, sich als Tiere auszubilden, dem Tierreich den Anfang machend.

Somit erscheint als weitere Folge der Theorie der zwei Plasmen eine neue Klassifikation der Organismen und die Feststellung ganz anderer verwandtschaftlicher phylogenetischer Beziehungen zwischen den einzelnen Gruppen als diejenigen, welche heutzutage als allgemein angenommen gelten.

Ganz zuerst teilt sich von der organischen Welt ein neues Reich, das Reich der Mykoiden, bestehend aus reinem Mykoplasma. Es ist das einzige Reich, welches nicht als Resultat einer Symbiose erscheint, sondern eine aus sich selbst hervorgegangene unmittelbare Entwickelung der zuerst erschienenen Organismen in Gestalt der Urbakterien vorstellt. Die übrigen zwei Reiche, das Pflanzenreich und das Tierreich, erscheinen als Resultate der Symbiose; die Tiere als Resultat der einfachen Symbiose, die Pflanzen aber — der zweifachen Symbiose[200]). Die neue Klassifikation der Organismen drückt sich folgendermaßen aus:

I. Das Mykoidenreich (keine Symbiose)
- Frei lebende
  1. Bakterien
  2. Pilze
  3. Cyanophyceen.
- Symbionten
  1. Chromatophoren
  2. Chromiole der Kerne

II. Das Pflanzenreich (zweifache Symbiose)
- 1. Algophyta
  a) Algae (autotrophe Organismen)
  b) Leucophyceae (heterotrophe Organismen, Phycomycetes)
- 2. Bryophyta
- 2. Pteridophyta
- 3. Spermaphyta

III. Das Tierreich (einfache Symbiose).

Als weitere Folge der Theorie der zwei Plasmaarten ergibt sich die Notwendigkeit der Aufstellung anderer Beziehungen zwischen einigen Gruppen von Organismen als diejenigen, welche heutzutage als die allgemein anerkannten gelten.

Unumgänglich ist es vor allem, die Phycomyceten aus der Zahl der Pilze auszuschließen, welche schon De Bary für farblos

200) Eine dreifache Symbiose stellen die Flechten vor.

gewordene Algen hielt. Aber De Bary zählte sie gleichzeitig zu den Pilzen. Wie weit jedoch die Phycomyceten von den Mykoiden stehen und wie nahe den Pflanzen, ersieht man aus unten folgender Tabelle:

Pflanzen.	Phycomyceten.	Mykoiden.
1. Das Plasma ist amöboid beweglich.	1. Das Plasma ist amöboid beweglich.	1. Das Plasma ist amöboid unbeweglich.
2. Kontraktile Vakuolen vorhanden.	2. Kontraktile Vakuolen vorhanden.	2. Kontraktile Vakuolen nicht vorhanden.
3. Vermehren sich durch Zoosporen.	3. Vermehren sich durch Zoosporen.	3. Vermehren sich nicht durch Zoosporen.
4 Die Zellhaut besteht aus Cellulose.	4. Die Zellhaut besteht aus Cellulose[201]).	4. Die Zellhaut besteht aus Fungin oder Chitin.
5. Die Sporen sind nackt, bilden sich durch Zerspaltung des Protoplasmas, bisweilen mit Periplasma.	5. Die Sporen sind nackt, bilden sich durch Zerspaltung des Protoplasmas, kein Epiplasma.	5. Die Sporen immer mit Zellmembran umgeben, bilden sich durch inneres Ausscheiden einzelner Teile aus der allgemeinen Masse des Plasmas, Epiplasma immer vorhanden.

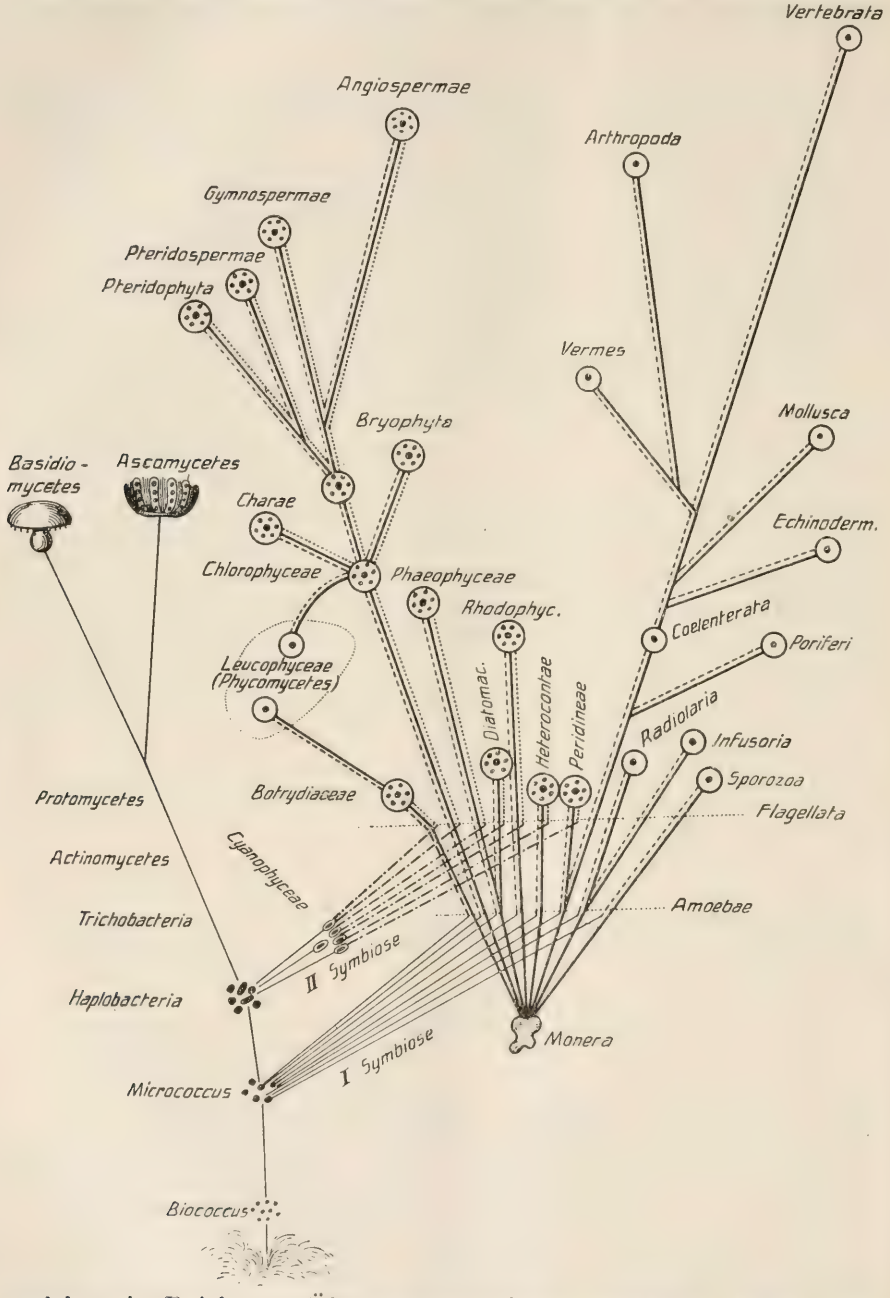
Aber auch morphologisch stehen die Phycomyceten so nahe zu verschiedenen Typen der Algen, dass es keinem Zweifel mehr unterliegt, dass diese Organismen keine Pilze sind, sondern farblos gewordene Algen, welche infolge ihrer saprophytischen oder parasitischen Lebensweise ihre Chromatophoren verloren haben[202]). Deshalb sehe ich auf die Phycomyceten wie auf einen Seitenzweig (richtiger wie auf eine Reihe von Zweigen) der Algen und finde es unumgänglich, die für sie ganz unpassende alte Bezeichnung Phycomycetes durch eine neue Bezeichnung — Leucophyceae[203]) zu ersetzen. Diese Leucophyceen stehen in keiner Verwandtschaft mit den Pilzen.

201) Es muss jedoch bemerkt werden, dass es bei einigen Phycomyceten nicht gelang, die Gegenwart der Cellulose zu konstatieren. In anderen Fällen bleibt die Frage streitig. — Mangin z. B. fand die Cellulose beim *Mucor*, Wisserlingh aber nicht!

202) Im höchsten Grade interessant wäre es, von diesem Standpunkte aus eine Reihe Pilze zu studieren, welche gewöhnlich zu den Ascomyceten zugerechnet werden nämlich *Ascoidea, Dipodoscus, Taphridium, Protomyces, Monoscus.* Besonders wichtig wäre es, folgende Punkte zu klären: Besteht die Zellmembran aus Cellulose oder aus Chitinstoff, hat das Protoplasma amöbenartige Bewegung, ähnlich wie bei den Leucophyceen, bleibt Epiplasma in den Sporangien nach. Unumgänglich nötig ist es auch, die Empfindlichkeit dieser Organismen zu Temperatur und zu Giften zu bestimmen und festzustellen, ob sie fähig sind, Stickstoff und Kohlehydrat aus anorganischen Stoffen zu assimilieren. Möglicherweise ergibt es sich, dass alles keine Pilze, sondern Leucophyceen sind.

203) Einige Autoren neigen schon zu diesem Gesichtspunkte, obgleich die Mehrzahl der Botaniker (Brefeld, Blakmann, Harper [1900], Barker [1903], H. Fischer [1904], Dangeard [1898—1905]) es fortsetzen, die Pilze von den Phycomyceten abzuleiten.

Noch eine Schlussfolgerung meiner Theorie ist die Aufhebung des Reiches der Protisten — dieser Zoophyten des 19. Jahrhunderts,



welche ein Reich von Übergangsorganismen vorstellen sollen, die sich noch nicht in echte Tiere oder echte Pflanzen differenziert hätten.

In Wirklichkeit gibt es keine derartigen Übergangsorganismen, weil es keinen Übergang zwischen Symbiose und Nichtsymbiose gibt. Entweder ist eine Symbiose mit Cyanophyceen vorhanden — und dann haben wir eine echte Pflanze vor uns, oder es ist keine Symbiose da — und dann haben wir es mit einem echten Tier[204]) zu tun — mit Ausnahme der Fälle, selbstverständlich, wenn ein Organismus, frei von Chromatophoren, aus einem schon vollständig determinierten Gewächs hervorgegangen ist. Jeder Organismus ist darum entweder ein Tier, eine Pflanze oder ein Mykoid.

Alles Vorhergehende ist schematisch auf beiliegender Tafel ausgedrückt.

Auf dieser Tafel ist das Mykoplasma durch dünne, das Amöboplasma durch starke Linien und die Cyanophyceen oder Chromatophoren durch unterbrochene Linien bezeichnet.

Aus der Tafel ist ersichtlich, dass die organische Welt aus zwei Stämmen zusammengesetzt ist, welche aus zwei selbständigen Wurzeln sprossen; der linke Stamm gebildet aus den Urbakterien — Biokokken, ist das Reich der Mykoiden, welches in seiner Fortschreitung zwei große Gruppen Pilze ergibt — *Basidiomycetes* (Hutpilze) und *Ascomycetes* (Schlauchpilze) und einen Seitenzweig der Cyanophyceen. Dieser Stamm erschien früher als der andere. Später entstand das zweite Plasma, das Amöboplasma in Form von Moneren. Die Mikrokokken, vielfach in diese Moneren eindringend (I. Symbiose), bildeten den Kern und folglich die Zelle und gaben auf diese Weise den einfachen Tieren — den Amöben und Flagellaten — den Ursprung. In die letzteren drangen in der Folge die Cyanophyceen ein (II. Symbiose), das Reich der Pflanzen bildend. Ein Seitenzweig des letzteren (links) stellen die Leucophyceen vor. Die übrigen Amöben und Infusorien entwickelten sich zum Tierreich.

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung als Vorläufer der geschlechtlichen.

Von F. Braem.

Die Fortpflanzung der irdischen Lebewelt vollzieht sich auf zwei scheinbar ganz verschiedenen Wegen, geschlechtlich und ungeschlechtlich.

---

204) In bezug auf Pflanzen steht die Sache ganz ebenso wie in bezug auf die Flechten, welche von sich aus eine Symbiose von Pilzen mit Algen vorstellen. Entweder ist die Symbiose vorhanden, dann sind es Flechten, oder die Symbiose ist nicht vorhanden, dann sind es Pilze; es gibt keine Übergänge und kann auch keine geben.

Die geschlechtliche Fortpflanzung wird durch besondere Zellen, die Geschlechtszellen, vermittelt und in der Regel erst durch die Befruchtung, d. h. durch die Vereinigung je zweier, als Ei und Samenkörper differenzierter Geschlechtszellen ausgelöst. Die ungeschlechtliche Fortpflanzung dagegen besteht in einer Vervielfältigung des aus dem Ei hervorgegangenen Individuums selbst, sei es, dass dieses schon völlig ausgestaltet ist oder dass es sich noch in jugendlichem Zustande befindet. Wie das Individuum, namentlich auf den tieferen Stufen der Organisation, fähig bleibt, selbst auf die schwersten Verletzungen mit einer Neubildung der zerstörten Teile zu antworten, diese Teile also nicht nur einmal, sondern wiederholt hervorzubringen vermag, so ist es auch fähig, sich als Ganzes spontan zu vervielfältigen, neue Individuen gewissermaßen durch bloßes Wachstum zu erzeugen. Die Entwickelungsenergie erschöpft sich also nicht in dem einzelnen Individuum, sondern reicht hin, deren mehrere, ja viele zu bilden.

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung.

1. Die Teilung.

Im einfachsten Falle erscheint die ungeschlechtliche Vermehrung als Teilung: das Individuum zerschnürt sich in einen oder mehrere Teile, und jeder derselben erwächst zu einem neuen Individuum. Bei sehr einfacher Organisation oder in embryonalen Zuständen ist dies ohne weiteres möglich, weil sich da in jedem Abschnitte des Körpers ungefähr alle Teile zusammenfinden, die der Gesamtorganismus braucht. Auf höheren Stufen können besondere Verhältnisse die Teilung anbahnen. So bestehen die Ringelwürmer aus einer großen Zahl gleichartiger Körperabschnitte, die wie die Glieder einer Kette aneinander gereiht sind. In jedem Gliede sind sämtliche lebenswichtigen Organe des Tieres vertreten. Dadurch ist, trotz starker Kompliziertheit im Einzelnen, doch noch eine Teilung des Ganzen ermöglicht: die Kette zerschnürt sich, und jedes Stück der Kette ist selbst eine Kette.

2. Die Knospung[1]).

a) Durch mehrere Keimschichten (Somatoblastie).

Weiter hinauf in der Tierreihe als die Teilung reicht die Knospung, die andere Form der ungeschlechtlichen Vermehrung.

1) Nachträglich gestatte ich mir eine kurze Bemerkung über die Knospenbildung von *Hydra* hier einzufügen.

Ich habe vor 16 Jahren in diesen Blättern (Bd. XIV, 1894, S. 140 ff.) die Behauptungen einer Arbeit von Albert Lang zurückgewiesen, wonach die Knospen der Hydroiden lediglich vom Ektoderm des Muttertieres gebildet werden sollten, indem dessen Zellen durch Einwanderung in das Entoderm das Knospenentoderm begründen sollten. Nun ist neuerdings eine Untersuchung erschienen, die in dem

Ihr Wesen besteht darin, dass ein eng umschriebenes Feld am Körper des Individuums zu einem neuen Individuum auswächst, wie an der Pflanze ein Zweig. In diesem Knospungsfelde müssen aber wiederum alle zur Ausbildung eines Individuums der betreffenden Art erforderlichen Gewebsteile vertreten sein, und da sich bei vielzelligen Tieren alle Organe aus 2—3 frühzeitig geschiedenen Zellschichten oder „Keimblättern" entwickeln, so müssen zum wenigsten diese daselbst sich vorfinden, natürlich in einem noch bildungsfähigen, „embryonalen" Zustand. Infolgedessen heben sich die Knospungspunkte gleichsam als embryonale Inseln um so mehr von den übrigen Geweben des mütterlichen Körpers ab, je höher derselbe organisiert ist und je vielseitigere Leistungen er zu erfüllen hat. Das geht so weit, dass das Knospungsmaterial schließlich nur an einer ganz bestimmten Stelle des mütterlichen Körpers lokalisiert wird, und dass alle Neubildungen von diesem Materiale bestritten werden. Aus ihm kann dann zunächst eine Urknospe in Gestalt eines langen Stabes hervorwachsen, von dem die Tochtertiere entweder durch Teilung sich abschnüren oder an dem sie als Knospen zweiter Ordnung gebildet werden (Stolo prolifer der Tunicaten). Oder die aus jenem Material sich entwickelnde erste Knospe verbraucht das Material nur zum Teil für sich selbst, einen anderen Teil lässt sie zurück für die nächste Knospe, die von dem durch Zellteilung sich stetig ergänzenden Material wiederum einen Rest für die dritte Knospe erübrigt und so fort (phylactoläme Bryozoen). Wir können dieses Verhältnis als Kontinuität des Knospungsmaterials bezeichnen, in ganz gleichem Sinne, wie man von einer Kontinuität der Keimzellen oder des Keimplasmas zu sprechen pflegt.

---

gleichen Fahrwasser segelt wie jene Arbeit, deren Resultat sie speziell für die braune Hydra bestätigt. Sie findet sich in den „Arbeiten aus d. Zool. Inst. d. Univ. Wien", Bd. XVIII, 1909, S. 61 ff. und ist mir erst jetzt bekannt geworden. Der Verfasser ist J. Hadzi. Ich betone gegenüber dieser Arbeit auf Grund eines reichen Beobachtungsmateriales an *Hydra fusca* und *viridis* auf das bestimmteste, dass in keinem gut konservierten, gut geschnittenen und richtig beurteilten Präparat irgend etwas zu finden ist, was den behaupteten Übergang von Zellen des Ektoderms in das Entoderm beweisen könnte. In keinem Stadium der Knospenbildung, auch nicht auf den frühesten, ist irgendwelche Unschärfe in der Begrenzung der beiden Hauptschichten des Körpers zu konstatieren, und an den Punkten der beginnenden Knospung sind reichlich embryonale Zellen und Teilungsfiguren im Entoderm vorhanden. Ich halte die Angaben, die ich in meiner zitierten Schrift gegen Lang gemacht habe, in jeder Beziehung aufrecht und bemerke ausdrücklich, dass die dort gegebenen Bilder, obwohl als Textfiguren reproduziert, doch in keiner Weise schematisiert sind, sondern in völliger Treue die Verhältnisse des Originals wiedergeben. Auf eine eingehende Würdigung der Arbeit von Hadzi und eine vollständigere Darlegung meines Materials, das dann nicht bloß in Textfiguren erscheinen soll, werde ich mich erst einlassen, wenn jene Arbeit in weiteren Kreisen ähnlich überschätzt werden sollte wie seinerzeit die Arbeit von Lang.

Wir sehen also, dass die ungeschlechtliche Fortpflanzung sich in ihrem Verlauf schließlich derart zuspitzt, dass sich ganz ungesucht Anklänge an die geschlechtliche Fortpflanzung ergeben. Immer aber bleibt zwischen beiden jene wichtigste Schranke bestehen: die ungeschlechtliche Fortpflanzung arbeitet mit Zellen, die durch ihre Sonderung in verschiedene Keimblätter schon die ersten für das Individuum charakteristischen Differenzierungen durchgemacht haben, während die Keimzellen, das Material der geschlechtlichen Fortpflanzung, von allen solchen Differenzierungen frei bleiben.

Nun gibt es indessen einen Fall, der auch diese Kluft anscheinend ausfüllt.

b) Die Knospung durch Keimzellen (Gonoblastie).

Vor 15 Jahren bereits entdeckte C. Chun die Tatsache, dass bei der Medusengruppe der Margeliden, Tieren, die der allbekannten *Hydra* unserer Flüsse und Seen verwandt sind, Knospen gebildet werden, die nur aus einer Keimschicht, dem Hautblatt, ihre Entstehung nehmen. Embryonale Zellen dieser Hautschicht beginnen sich an bestimmten Punkten zu häufen, zu ordnen und weiterhin alle die Differenzierungen durchzumachen, die zur Herstellung eines neuen Individuums erforderlich sind. Ist dieses erwachsen, so löst es sich von dem Muttertier los und führt ein selbständiges Dasein.

Hier liefert also ein aus zwei scharf gesonderten Keimschichten bestehender Organismus eine Knospe, die wiederum aus zwei ganz gleichgebildeten Keimschichten besteht, die aber nur aus einer der beiden mütterlichen Keimschichten ihren Ursprung genommen hat.

Dieser Befund war zu seltsam und zu gut verbürgt, als dass er nicht vielfach Beachtung gefunden hätte. Aber die Beachtung, die er fand, entsprach lange nicht seiner Bedeutung: man registrierte ihn als eine Anomalie. Chun selbst verwertete ihn zur Bekämpfung der Ansicht, dass die Keimblätter Primitivorgane seien: „Den Keimblättern sind weder histologische noch auch organogenetische Prädispositionen eigen“, daher lassen sich auch keine allgemeinen Regeln über ihre Beziehung zur Knospenbildung aufstellen.

Ohne Zweifel ging das zu weit. Abgesehen von dem neuen Fall spricht sich die organbildende Kraft der Keimblätter in der Knospenbildung sonst sehr deutlich aus. Und auch dieser neue Fall zeigt sich bei näherer Betrachtung keineswegs als so umstürzlerisch, wie es zur Zeit seines Bekanntwerdens schien. Er ist vielmehr eine höchst wertvolle Erweiterung unseres Wissens, indem er von der ungeschlechtlichen zur geschlechtlichen Fortpflanzung eine Brücke schlägt.

Es handelt sich bei ihm offenbar um eine ganz neue Form der Knospung, um die Knospung durch Keimzellen, also eben das Zellmaterial, aus dem auch die geschlechtliche Fortpflanzung ihren

Bedarf deckt. Eine nähere Begründung dieser Auffassung habe ich in einem früheren Aufsatz der vorliegenden Zeitschrift (Bd. XXVIII, 1908, S. 790 ff.) zu geben versucht. Jetzt genüge der Hinweis, dass die knospenbildenden Zellen den jungen Keimzellen vollständig gleichen, dass beide in derselben Keimschicht, dem Hautblatte, gelegen sind, dass Knospen und Geschlechtszellen an denselben Punkten der Körperoberfläche auftreten, und dass die Knospung erlischt, wenn die Keimzellen sich zu Eiern und Samenkörpern umwandeln und so ihrem eigentlichen Berufe zu dienen beginnen.

Das prinzipiell Wichtige ist hier dies, dass es nicht mehr die Körperzellen des Individuums sind, welche die Knospung vermitteln. Die knospenbildenden Zellen sind auch von der ersten und ursprünglichsten Arbeitsteilung, welche der individuelle Zellenstaat durchmachte, von der Differenzierung in Keimblätter, frei geblieben. Es bedarf keines Zusammenwirkens verschiedener Zellsorten mehr, um den Gesamtorganismus zu erzeugen. Eine einzige Zellsorte bewirkt dies. Rein und restlos stellt sich in ihr die bildende Kraft des Gesamtorganismus dar, und eben dadurch steht das Knospungsmaterial auch physiologisch den Keimzellen gleich. Nur der eine Unterschied bleibt noch: in der Knospe vereinigen sich zahlreiche Keimzellen zu gemeinsamer Tätigkeit, während die Keimzellen als Geschlechtsprodukte jede für sich ihren Weg verfolgen.

Wenn uns der Sprung von den Körperzellen zu den Keimzellen zunächst wie ein schroffer Bruch mit einem bis dahin befolgten Prinzip erscheint, so kommt das daher, dass die Keimzellen in ganz besonderem Grade von dem Geheimnis der Zeugung umwittert sind. Im Grunde aber ist das Geheimnis bei ihnen nicht größer als bei jeder Entwickelung überhaupt. Die Keimzellen sind nichts anderes als embryonale Zellen, die von allen Differenzierungen des Individuums frei und im vollen Besitz der ursprünglichen Entwickelungsfähigkeit des Eies, der Urzelle, geblieben sind. Wenn also die Knospung bei den Margeliden von den Körperzellen zu den Keimzellen hinübergreift, so bedeutet das nur, dass sie um eine Stufe tiefer ins Embryonalleben zurückgeht und statt des in zwei Zellsorten gespaltenen Bildungsmaterials die vollkommen indifferenten Embryonalzellen wählt. Es ist tatsächlich nur ein Schritt auf einem längst eingeschlagenen Wege: denn die Tendenz, embryonale Zellen in ihren Dienst zu ziehen, spricht sich im ganzen Verlauf der ungeschlechtlichen Vermehrung deutlich genug aus.

Wichtig aber bleibt dieser Schritt gleichwohl, weil er, als der letzte am Ziel, die ungeschlechtliche Fortpflanzung mit der geschlechtlichen in unmittelbare Verbindung bringt. Das Tor ist gesprengt und die Bahn liegt nun frei nach beiden Seiten. Werfen wir einen Blick auf die Aussicht, die sich uns damit eröffnet.

Die geschlechtliche Fortpflanzung.

Das Problem der geschlechtlichen Fortpflanzung ist so eng verknüpft mit dem Problem der Befruchtung, dass beide uns fast zusammenzufallen scheinen. Ist doch die Befruchtung, d. h. die Vereinigung zweier verschiedener Vererbungselemente, gerade das, was der geschlechtlichen Fortpflanzung ihren biologischen Wert gibt. Durch die Befruchtung wird die Vereinzelung der Individuen durchbrochen, die Lebenswellen getrennter Wesen fließen zusammen, und der Erwerb des einen vereinigt sich mit dem des andern, teils ausgleichend, teils steigernd, in der Nachkommenschaft. Durch die Befruchtung werden die Individuen gleicher oder ähnlicher Art zu einem Ganzen verknüpft, zu einem einzigen Körper, dessen zahllose Glieder durch beständigen Säftetausch unter sich und mit dem Ganzen zusammenhängen. Ohne Befruchtung würde das Organismenreich nur aus individuellen Anpassungsformen bestehen, unbegrenzt wechselnd wie die Lebensverhältnisse selbst, aber es gäbe keine durch Blutmischung zusammengehaltenen Formenkreise, keine Familie, keine Art, keine in sich gefestigte Gruppe.

So bedeutsam aber die geschlechtliche Mischung auch ist, so braucht sie doch darum noch nichts Ursprüngliches zu sein. Ein anderes ist das Werkzeug und ein anderes der Gebrauch, der davon gemacht wird. Das Werkzeug, in unserem Falle die Geschlechtszellen, musste vorhanden sein, ehe die Natur es zum Zweck der Befruchtung in ihren Dienst stellen konnte. Bevor der komplizierte Mechanismus der Befruchtung in Tätigkeit trat, muss es Zellen gegeben haben, die als geschlechtslose Keimzellen die Fortpflanzung vermittelten.

Es bedarf jedoch nicht einmal dieser Erwägung, um festzustellen, dass die Befruchtung in der Tat etwas Sekundäres, etwas für das regenerative Grundvermögen der Geschlechtszellen gar nicht Notwendiges ist. Wir wissen, dass alle Geschlechtszellen, Eier wie Samenkörper, auch in ihrer gegenwärtigen Differenzierung das mikrokosmische Äquivalent des Individuums sind, zu dem sie gehören, dass jede für sich die Kraft hat, dieses Individuum wieder zu erzeugen, und dass sie dazu in gewissen Fällen nicht bloß potentiell, sondern tatsächlich imstande ist. So liefert bei der im Tier- und Pflanzenreiche verbreiteten Parthenogenesis die unbefruchtete Eizelle den fertigen Organismus, in anderen Fällen gelingt es durch bloße chemische Beeinflussung das normalerweise befruchtungsbedürftige Ei zur Entwickelung anzuregen, und selbst vom Samenkörper ist es glaubhaft bezeugt, dass er für sich allein ein neues Individuum hervorzubringen vermag, wenn man ihm nur das geeignete Arbeitsmaterial (ein kernloses Eifragment) zur Verfügung stellt. Bei den Protozoen endlich sind die Geschlechtszellen nichts anderes als die leicht veränderten Individuen selbst, die unter Umständen auch

ohne Befruchtung fortleben und sich weiter auf ungeschlechtlichem Wege vermehren können.

Sind nun die Geschlechtszellen ursprünglich nur Zellen von absoluter Embryonalität, die auch ohne Befruchtung entwickelungsfähig waren, so ergibt sich von selbst, dass auch sie im Dienste einer ungeschlechtlichen Vermehrung gestanden haben. Diese Entwickelung durch einzelne Embryonalzellen würde nur als der Gipfel und Schlussstein jener Zeugungsweise erscheinen, die wir bei der Knospung der Margeliden noch durch mehrere solcher Zellen bewirkt sehen. Die geschlechtliche Fortpflanzung aber, die mit Befruchtung verknüpft ist, würde die ungeschlechtliche Fortpflanzung voraussetzen und als eine weitere Komplikation derselben zu betrachten sein, indem die Fortpflanzungszellen zweier verschiedener Individuen miteinander verschmolzen und in gemeinsamer Tätigkeit das neue Individuum bildeten.

Wie es kam, dass bei den ursprünglich geschlechtslosen Keimzellen allmählich ein Bedürfnis nach Konjugation sich einstellte, das bleibt natürlich ein ungelöstes Problem. Aber dieses Problem ist kein neues. Es ist identisch mit dem, wie es kommt, dass bei unseren Infusorien, die sich hunderte von Generationen hindurch mittels einfacher Teilung vermehren, schließlich doch eine Erschöpfung, eine Art Krankheit eintritt, für die die Verschmelzung mit einem anderen Individuum das Heilmittel ist. Mag man diesen Zustand als einen Altersverfall, oder als Ermüdung, oder als eine Verarmung des Stoffwechsels auffassen — alles das dürfte auf eins herauskommen —, sicher ist, dass er einen äußersten Grad individueller Differenzierung darstellt, über den der Organismus aus eigener Kraft nicht hinweg kann und den er durch die Vereinigung mit einem Individuum der entgegengesetzten Differenzierungsrichtung zu paralysieren sucht: die Konjugation wirkt entspannend für beide Teile, und indem sie die Differenzierungen ausgleicht, stellt sie in dem Verschmelzungsprodukt die normale Organisation und die ursprüngliche Entwickelungsfähigkeit wieder her. Wie sie also bei den Infusorien die Folge und das spontane Ergebnis bestimmter Differenzierungen ist, so ließe sich denken, dass auch bei den Keimzellen, oder den Individuen, denen sie angehörten, ein Drang nach Kopulation zuerst da aufkam, wo der Organismus in einseitiger Anpassung an bestimmte Verhältnisse die Grenze seines Differenzierungsvermögens erreicht hatte und dem Verfall entgegenging: ein Notbehelf der Natur, die an gefährdeter Stelle durch ein Bedürfnis sprach und einen neuen Weg zur Erhaltung des Lebens wies.

Wir können uns vorstellen, dass dieser Weg anfangs nur selten beschritten wurde und dass nach einmal erfolgter Konjugation zweier Keimzellen das daraus hervorgehende Individuum wieder fähig war,

sich viele Generationen hindurch in der früheren Weise geschlechtslos fortzupflanzen. Durch die Konjugation waren der individuellen Entwickelung neue Quellen erschlossen worden, indem durch Zuführung neuer Vererbungsmomente neue Variationsmöglichkeiten geschaffen waren. So konnte abermals eine Periode der ungeschlechtlichen, d. h. rein individuellen Fortpflanzung beginnen, bis die Erschöpfung der durch die erste Konjugation gesetzten Entwickelungsmöglichkeiten eine Wiederholung des Geschlechtsaktes nötig machte; ein Verhältnis, wie es ähnlich noch heute beim Generationswechsel besteht, dessen verschiedene Formen wir wohl als Reste aus sehr alter Zeit und nicht bloß als Anpassungen der Entwickelung an besondere Lebensumstände zu betrachten haben[2]).

Für die Verschmelzung werden zunächst vermutlich die Zellen der gleichen Keimdrüse in Betracht gekommen sein, falls nämlich unter ihnen Variationen auftraten, welche die zur Befruchtung nötige Affinität zueinander besaßen. Durch einen solchen der Selbstbefruchtung entsprechenden Vorgang war aber doch nur ein bescheidener Gewinn zu erzielen, weil ja die Keimzellen eines und desselben Individuums nur in ganz engen Grenzen variieren können und im wesentlichen immer die Eigenart ihres Erzeugers reproduzieren müssen. Anders verhielt es sich, sobald die (etwa in das umgebende Wasser entleerten) Keimzellen des einen Individuums Gelegenheit fanden, sich mit denen eines anderen zu begatten: in diesem Augenblick erst hatte die Befruchtung ihre volle und unabsehbare Bedeutung erlangt. Jetzt erst war die Schranke des Einzelwesens durchbrochen, und die vererbbaren Eigenschaften zweier verschiedener Individuen vereinigten sich in dem Nachkommen zu einem Wesen mit anders gearteten Kräften und neuen Entwickelungsmöglichkeiten. Ja, im Laufe der Zeit flossen in dem einzelnen Individuum nicht nur die Eigenschaften von zwei, sondern die von unzähligen Vorfahren zusammen, in buntem Wechsel gemischt, zu immer neuen Kombinationen verwoben. Ein ganzer Formenkreis verkörperte sich in dem Nachwuchs. An Stelle der individuellen Entwickelung trat die Entwickelung der Art, an Stelle der Fortpflanzung des Einzelwesens die Fortpflanzung eines sexuellen Verbandes.

Die systematische Art ist ein Produkt der geschlechtlichen Mischung. Sie ist gleichsam ein Individuum neuer Ordnung, ein Individuum von ungeheuren Dimensionen, und, infolge der wechselnden Kombinierbarkeit seiner Teile, von einer Gestaltungsfähigkeit, wie sie der festgefügte Organismus niemals erreichen könnte.

2) Eine solche Auffassung des Generationswechsels findet sich schon bei W. Wedekind, „Generationswechsel, Metamorphose und direkte Entwickelung", Zool. Anzeiger, Bd. 29 (1906), S. 790ff. Auch W. sieht in der ungeschlechtlichen Fortpflanzung „überall das Ursprüngliche". Obwohl er dabei in einigen Punkten zu weit geht, enthält sein Aufsatz doch manches Beachtenswerte.

Phylogenetische Fragen.

Teilung und Knospung, Sporogonie und geschlechtliche Fortpflanzung, sie alle sind Äußerungen eines und desselben organischen Grundvermögens, nämlich der Kraft, aus einem Teil das Ganze zu bilden. In dieser Kraft spricht sich das Lebensprinzip am unmittelbarsten aus, und, selbst unerklärbar, bietet sie die Erklärung für alle Erscheinungen der Fortpflanzung und Entwickelung.

Ohne Frage arbeitet unter den verschiedenen Fortpflanzungsarten die Teilung mit den einfachsten, die geschlechtliche Fortpflanzung mit den kompliziertesten Mitteln. Besteht also in der organischen Welt ein Fortgang vom Einfachen zum Komplizierten und vom Allgemeinen zum Besonderen, so müssen wir annehmen, dass die Teilung die ursprünglichste Form der Fortpflanzung war, die Knospung ihr folgte und die Befruchtung zuletzt auftrat.

Zu der gleichen Annahme führt noch ein anderer Weg. Überall, wo wir im Leben der Individuen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung noch heute begegnen, ist sie das Frühere, die geschlechtliche Fortpflanzung das Spätere. Immer ist die ungeschlechtliche Vermehrung am lebhaftesten in der Jugend, später erst, bei den ausgestalteten Formen, folgt die Geschlechtsreife, oft so spät, dass sie geradezu den Charakter einer Alterserscheinung gewinnt. Wenn nun der alte Satz, dass die ontogenetische Entwickelung ein Abbild der phylogenetischen ist, nur irgendwie sich bewährt, so müssen wir folgern, dass in der Urzeit des Lebens die ungeschlechtliche Fortpflanzung die herrschende war und erst in einer späteren Periode der geschlechtlichen wich.

Dass dieser Schluss mit den Tatsachen der Entwickelung vereinbar ist, und dass fortlaufende Übergänge von der Teilung zur Knospung, von der Knospung zur Keimzellenbildung und zur geschlechtlichen Fortpflanzung hinführen, ist oben gezeigt worden. Unsere Auffassung weicht aber doch so sehr von der landläufigen ab, dass wir noch einen Augenblick bei dieser verweilen müssen, freilich nur, um unsere Stellungnahme ihr gegenüber zu kennzeichnen.

Der wichtigste Einwand, der uns gemacht werden kann, erwächst aus folgender Überlegung.

Die Geschlechtsprodukte sind gleich den Protozoen einfache Zellen. Auch die Protozoen unterliegen am Ende ihres individuellen Lebens einer Differenzierung, die einen geschlechtlichen Vorgang vermittelt. Da nun die höheren Organismen aller Wahrscheinlichkeit nach von einzelligen abstammen, die man sich in der Art unserer heutigen Protozoen vorstellt, so könnte die geschlechtliche Fortpflanzung bereits von diesen Urwesen her übernommen sein. Sie wäre demnach bei den höheren Organismen nicht erst erworben, sondern würde deren angestammten Besitz bilden.

Diese Ansicht hat auf den ersten Blick etwas bestechend Einfaches, bei genauerem Zusehen ist sie jedoch weder einfach noch zwingend. Nicht einfach, weil sie für das Auftreten der ungeschlechtlichen Vermehrung bei den vielzelligen Formen überall erst nach besonderen Motiven suchen muss und es hier aus der geschlechtlichen Fortpflanzung herleiten, bei den Protozoen aber den umgekehrten Weg einschlagen muss; nicht zwingend, weil sie von der unsicheren Annahme ausgeht, dass die einzelligen Urwesen, die sich zu vielzelligen Organismen entwickelten, schon im Anfang alle die biologischen Eigenschaften besaßen, die wir heutzutage bei unseren Protozoen beobachten. Aber die letzteren sind ja, gerade nach der landläufigen Anschauung, das Produkt einer millionenjährigen Entwickelung, die von den Anfängen des Lebens bis in unsere Zeit hinaufreicht. Muss das, was gegenwärtig bei ihnen besteht, darum schon in der Urzeit bestanden haben? Kann nicht auch bei den Protozoen die geschlechtliche Differenzierung erst spät, später vielleicht als bei den übrigen Tieren, erworben sein? Was zwingt zu der Annahme, dass diese bis zur heutigen Stunde im Einzellenstadium verbliebenen Wesen die Abbilder jener Zellen sind, die fähig waren, sich bis zu den höchsten Spitzen des Tierreiches zu erheben? Eine ganze Welt scheint zwischen beiden zu liegen.

Doch wir können diesen Fragen hier nicht weiter nachgehen. Es sollte nur angedeutet werden, dass die herrschende Ansicht von der Ursprünglichkeit der geschlechtlichen Fortpflanzung keineswegs so sicher begründet ist, dass nicht für andere Auffassungen Raum bliebe. —

Ein weiteres Problem, das wir berühren müssen, ist die Entstehung der Arten. Wird das Verständnis derselben nicht erschwert, wenn wir annehmen, dass die ungeschlechtliche Fortpflanzung eine Zeit lang allein die Entwickelung beherrscht habe? Darüber noch einige Worte.

Es wurde bereits betont, wie hoch die geschlechtliche Fortpflanzung als artbildender Faktor zu bewerten ist. Wir sehen sie nicht nur, wie üblich, als ein Hilfsmittel der Artbildung an, sondern halten sie für die erste und eigentliche Ursache jeder artlichen Begrenzung. Mit dem Auftreten der geschlechtlichen Mischung entsteht die systematische Art als Gemeinschaft der sexuell vertretbaren Individuen. Indem die geschlechtliche Mischung diesen Formenkreis mehr und mehr zu einer blutsverwandten Einheit verbindet, grenzt sie ihn erstlich durch feste Schranken nach außen ab und stellt ihn in einen Gegensatz zu der belebten Umwelt. Sodann wirkt sie nivellierend in seinem Innern, indem sie die Variationen ausgleicht und die Nachkommenschaft der abirrenden Glieder auf das Niveau des Durchschnittes zurückführt. Wo aber äußere Umstände oder innere Triebkräfte der freien Mischung

entgegenstehen, wo z. B. räumliche Isolation eine Auslese herbeiführt, oder wo, unter der Zahl der möglichen sexuellen Verbindungen, gleichgerichtete Variationen zusammentreffen, da werden sich neue Anpassungsformen behaupten, neue Varietäten und Arten entwickeln können. Die ursprüngliche Art wird sich allmählich zur Gattung, die Gattung zur Ordnung, die Ordnung zum Kreise auswachsen.

Soweit also Arten und geschlossene systematische Gruppen bestehen oder bestanden haben, sehen wir in ihnen ein Produkt der geschlechtlichen Mischung. Daraus folgt aber auch, dass wir die Art ebensowenig für etwas Ursprüngliches halten können wie die geschlechtliche Fortpflanzung selbst. Ist die letztere, wie wir annehmen, erst auf einer gewissen Stufe der Entwickelung aus der ungeschlechtlichen Fortpflanzung hervorgegangen, so kann es vor ihrem Auftreten lediglich individuelle Anpassungsformen gegeben haben, die, so verschiedenartig sie sein mochten, noch keine scharf begrenzten Verbände bildeten, sondern durch fortlaufende Übergänge miteinander verknüpft waren. Die monogene Fortpflanzung vermehrt zwar die Individuen, aber sie zerstreut sie zugleich, weil sie keine sexuellen Verbindungen schafft.

In dem urzeitlichen Stadium, das der Artbildung voraufging und das ihr den Weg bahnte, wird die Entwickelung der äußeren Form nicht etwa gestockt haben. Auch die geschlechtliche Mischung schafft ja nicht Etwas aus Nichts, sondern sie arbeitet mit vorhandenen Anlagen: sie variiert und differenziert dieselben, indem sie sie in verschiedener Weise kombiniert. Von einer solchen Kombination kann bei dem Organismus, der sich geschlechtslos fortpflanzt, natürlich nicht die Rede sein. Die Anlagen selbst aber sind auch ihm eigen und sie werden von Generation zu Generation fortgeführt, um sich in dieser Folge von Individuen zu gestalten und auszuleben. Sprungweise Abänderungen werden dabei nicht vorkommen können, in ruhigem Fluss wird die Entwickelung fortschreiten, bis die Grenze des Differenzierungsvermögens der betreffenden Form erreicht ist. Wo diese Grenze lag, das können wir nicht einmal mehr vermutungsweise ermitteln. Immerhin aber dürfen wir annehmen, dass sie der Ausgestaltung jener frühesten Lebewelt einen weiten Spielraum bot, einmal, weil es sich um sehr einfache Organismen handelte, bei denen die Teile noch nicht so fest miteinander verknüpft waren wie bei komplizierteren Wesen, und dann, weil wir es mit phylogenetischen Jugendformen zu tun haben, von deren Entwickelungsfähigkeit wir uns nur nach der Organisationshöhe ihrer fernen Nachkommen eine Vorstellung machen können.

Je mehr die entwickelungsgeschichtlichen Anlagen sich organisch ausgestalteten, um so mehr musste ihr Substrat, die embryo-

nalen Zellen, verbraucht werden, bis davon schließlich nur eine Art, die indifferenten Keimzellen, übrig blieb. Wir haben gesehen, wie schon bei der Knospung das embryonale Zellmaterial auf einen engen Bezirk am Körper des Individuums eingeschränkt wird, und wie dann bei fortschreitender Reduktion dieses Materials die Keimzellen als die letzten Vertreter desselben dastehen. Eine solche Reduktion der embryonalen Zellen als der Träger der unverbrauchten Entwickelungsenergie ist die notwendige Folge der zunehmenden Differenzierung, bei der jene Zellen allmählich in tätige Organe übergeführt werden. Das muss für die phylogenetische Entwickelung ebenso gelten, wie es für die ontogenetische gilt.

Wenn nun mit dem Aufkommen der geschlechtlichen Mischung inmitten einer schon mannigfach differenzierten Lebewelt die gleichartigen Formen zu sexuellen Verbänden zusammentraten, so standen diese Urarten offenbar zunächst völlig unabhängig voneinander da, als koordinierte, genetisch nicht weiter vereinbare Gruppen. Aber in ihrem Bau müssen sie doch zum Teil sehr nahe Beziehungen aufgewiesen haben, da sie aus einer nach allen Seiten durch Übergänge verbundenen Masse von Anpassungsformen hervorwuchsen. Die Arten, in die sich der einzelne Anpassungskreis gliederte, müssen also schon damals in einem scheinbaren Verwandtschaftsverhältnis gestanden haben, ob und wieweit dasselbe jedoch ein wirkliches war, darüber würde nichts zu ermitteln sein, auch wenn wir die Formen selbst kennten. Das Fehlen artlicher Grenzen in einer Zeit der geschlechtslosen Fortpflanzung würde jede Kontrolle der Abstammung ausschließen, weil man nie wissen könnte, was Übergang und was Zentrum ist, und ob eine scheinbare Einheit homophyletische oder nur konvergente Formen umfasst.

Diese Hypothese bietet den großen Vorteil, dass sie die Annahme einer polyphyletischen Entwickelung im Tier- und Pflanzenreiche erleichtert oder vielmehr überhaupt erst möglich macht. Denn wenn man die Art als geschlossene sexuelle Gemeinschaft schon in der frühesten Schöpfungsperiode bestehen lässt, so erscheint eine Polyphylie nur unter der Voraussetzung verschiedener Schöpfungsakte verständlich: Art folgt dann aus Art, und die Gesamtheit aller muss entweder auf eine einzige oder auf so viele zurückführen, als ursprünglich geschaffen waren. Sind aber die Arten selbst erst aus einer schon weit verbreiteten und reich entwickelten Formenwelt hervorgegangen, die sich unter dem Einfluss der geschlechtlichen Mischung in einzelne Gruppen zugleich auflöste und verdichtete, so versteht sich die Polyphylie von selbst. Mit jeder der neuen Gruppen ist dann ein besonderer Stammbaum gegeben, der selbständig in der ungegliederten Masse der urverwandten Formen entspringt, wo seine Wurzeln sich mit denen der übrigen Stämme zu einem unentwirrbaren Geflechte vereinigen.

Wie beim Generationswechsel die ungeschlechtliche Fortpflanzung der geschlechtlichen in die Hände arbeitet, indem sie das jugendliche Individuum in viele zerlegt und dadurch in kurzer Zeit eine große Zahl von Geschlechtstieren hervorbringt, so würde es nach unserer Auffassung sich auch bei der Phylogenie verhalten, die gleichsam einen ins Riesenhafte vergrößerten Generationswechsel darstellen würde: im Zeichen der ungeschlechtlichen Vermehrung würden die ersten Lebensformen sich ausgebreitet und bis an die Grenze ihres individuellen Differenzierungsvermögens entwickelt haben, und dann erst würde die geschlechtliche Fortpflanzung ihr Werk begonnen und mit dem dafür vorbereiteten Material den Bau der organischen Welt vollendet haben.

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung zerstreut die Anlagen des einzelnen Individuums und verteilt sie auf viele; die geschlechtliche Fortpflanzung sammelt die Anlagen vieler Individuen und konzentriert sie in einem. Dieses Widerspiel der beiden Vermehrungsarten scheint auch in ihrer phylogenetischen Wirksamkeit seinen Ausdruck zu finden. In einer Zeit ursprünglicher Lebensfülle konnte die ungeschlechtliche Fortpflanzung mit freier Hand den Samen auswerfen; als ihr Vorrat erschöpft war, musste die geschlechtliche Fortpflanzung das Gegebene zusammenhalten, um für die Zukunft zu sorgen. Indem sie bei jeder Vermehrung die Anlagen zweier verschiedener Individuen auf die Nachkommen übertrug, bewirkte sie, dass mit der Zahl der Generationen auch die Erbmasse wuchs und so der Verarmung vorgebeugt wurde.

3. Januar 1910.

Über Orientierung, Lokomotion und Lichtreaktionen einiger Cladoceren und deren Bedeutung für die Theorie der Tropismen.

Von Wolfg. F. Ewald.

Teil III.

A. Zur Theorie der Orientierung.

Im vorausgegangenen Teil dieser Arbeit wurden neben meinen eigenen Versuchen eine Reihe von Beobachtungen von Jennings, Rádl und Bauer angeführt, welche den Vorgang der Reaktion auf Lichtreize bei einer Anzahl von Organismen sehr verschiedener Organisationshöhe genauer analysieren. Überblicken wir die Resultate dieser Untersuchungen, so drängt sich uns die Tatsache auf, dass die Frage nach dem Vorhandensein und der Ausbildung der Lichtsinnesorgane von eminenter Bedeutung für das Verständnis der Phototaxis ist — eine Tatsache, die, so naheliegend sie ist, doch, soweit mir bekannt, in der Literatur noch nicht die zu er-

wartende Würdigung gefunden hat. Es liegt dies wohl hauptsächlich an dem Mangel zusammenfassender Arbeiten auf diesem Gebiet, zumal erst die neueren Versuche genügend auf die Einzelheiten des Reaktionsvorganges eingehen. Ich will im folgenden versuchen, die Entwickelung der Phototaxis nach den bisher bekannten Stichproben kurz zu skizzieren.

Zahlreiche Tiere, bei denen keine spezifischen Lichtsinnesorgane gefunden wurden, können auf Lichtreize reagieren, ohne natürlich eine Orientierung zur Lichtquelle zu zeigen; aber auch bei augenbegabten Tieren sehen wir den Lichtreiz einfach als Reiz wirken, vergleichbar jedem anderen Reizmittel. Er bewirkt, wie auch andere Reize, Erregung, die zu bestimmten Bewegungsreflexen führen kann. Ein solcher ganz einfacher Vorgang ist die Lichtreaktion der Ciliaten, deren Übereinstimmung mit der Reaktion auf chemische und andere Reize von Jennings zur Evidenz bewiesen worden ist. Eine Einstellung des Körpers findet nur unter Umständen statt. Regelmäßig vorhanden ist allein eine stereotype Bewegungsreaktion, die schließlich zu einer zweckmäßigen Lokomotion führen muss, ohne dass man von einer dauernden Orientierung im Raum sprechen könnte. Denn zur vollkommenen Orientierung gehört die Ausbildung verschiedener spezifischer Lokomotionsreflexe auf solche Reize, die aus verschiedenen Richtungen kommen. Diese Bedingung kann allein durch die Anordnung der lichtempfindlichen Körperstellen und deren reizleitende Verbindungen mit den Bewegungsorganen in mehr oder weniger komplizierten Weise erfüllt werden.

Eine einfache Orientierung durch das Licht könnte dann gegeben sein, wenn ein hochgradig symmetrischer Organismus, wie der vieler Protozoen, nach allen Seiten des Raums mit Bewegungsorganen ausgerüstet ist, die selbst auf Lichtreiz reagieren resp. von dem nach allen Seiten gleichmäßig lichtempfindlichen Protoplasma in ihren Bewegungen beeinflusst werden. Sei es nun, dass auf Beschattung oder Erhellung einseitige Reizimpulse auf die Bewegungsorgane treffen, so müssen diese an verschiedenen Körperseiten ungleichmäßig schlagen und dadurch eine Orientierung herbeiführen. Meines Wissens ist aber eine derartig schematische Orientierungsweise noch nicht mit Sicherheit festgestellt worden.

Sind die Bewegungsorgane an ein oder zwei Körperstellen zentralisiert, so bedarf es unbedingt eines ziemlich komplizierten Systems von Reizübertragungen, um sie auf Impulse von verschiedenen Körperstellen her in spezifischer Weise reagieren zu lassen. Wir finden daher bei zahlreichen primitiven Organismen, auch solchen mit hochgradiger Symmetrie und allseitiger Bewimperung (*Paramaecium*), einen weit einfacheren Weg eingeschlagen, der sie wenigstens unter Umständen zur Reizquelle orientieren kann, und werden sehen, dass die Entwickelung zur vollkommenen Orientierung

durch Verbesserung dieser einfachen Methode vor sich gegangen ist. Es braucht nämlich nur die Lichtempfindlichkeit auf einen Körperpol beschränkt zu sein, um sofort eine Art Orientierung herbeizuführen (*Stentor*). Die Lichtempfindlichkeit kann für Erhöhung oder Herabsetzung der Intensität bestehen. Jedesmal, wenn der lichtempfindliche Körperpol aus der Richtung der Lichtstrahlen fortgedreht wird, erhält er das Licht unter einem weniger günstigen Winkel, der die Intensität verändert. Er rezipiert einen Reiz und es erfolgt ein Bewegungsreflex, der erst mit der Beseitigung des Reizes aufhört. Bei dieser Reaktionsform ist das Tier aber nicht in der Lage, sofort zweckmäßige Korrekturbewegungen auszuführen, denn das Tier reagiert nicht auf die Winkeländerung der Lichtstrahlen als solche, sondern nur auf den Reiz schlechthin. Außerdem sind derartige primitive Lichtsinnesapparate, wie es scheint, nicht sehr empfindlich, denn bei mäßigen Intensitäten, an die das Tier adaptiert ist, wirken auch Winkeländerungen nicht mehr als Reiz und es erfolgt desorientiertes Umherschwimmen. Nach dem gleichen Prinzip sind nun, wie es scheint, auch die einfachsten „Augen" konstruiert. Sie bestehen aus einem lichtbrechenden Körperchen und einem Pigmentfleck, auf den, wie man annimmt, das Körperchen als Linse das Licht konzentriert (*Euglena*). Wenn Linse und Pigmentfleck in der Bewegungsachse des Tieres liegen, so muss sich jede Abweichung der Achse aus der Strahlenrichtung des Lichts als eine Verminderung der Lichtintensität auf dem Pigmentfleck bemerkbar machen, der nicht mehr durch das von der Linse konzentrierte Licht bestrahlt wird. Ein solcher Apparat kann natürlich nur die Lichtabnahmen rezipieren, er kann also den mit ihm ausgerüsteten Körperpol nur auf das Licht hin richten. Dem diffus lichtempfindlichen Körperpol gegenüber hat das einfache Auge den Vorzug größerer Lichtempfindlichkeit und genauerer Einstellung. Es teilt mit ihm den Mangel, dass es Abweichungen aus der eingeschlagenen Richtung nur allgemein als Reiz rezipiert, dagegen keine Auskunft darüber geben kann, nach welcher Seite die Abweichung stattfand. Auch die Organismen mit einfachen Augen müssen sich also durch „probieren" (method of trial and error) wieder zurechtfinden. Ich möchte diese Orientierungsweise, um anthropomorphisierende Ausdrücke möglichst zu vermeiden, als indirekte Orientierung bezeichnen. Im Verlauf der Entwickelung wird diese primitive Methode dadurch verbessert, dass mehrere Lichtrezeptionssysteme der beschriebenen Art in verschiedenen Richtungen angeordnet werden und durch besondere Reizleitungen mit dem Bewegungsapparat in Verbindung treten. Jedes dieser Einzel-„Augen" rezipiert Reize aus einer besonderen Richtung und veranlasst den Bewegungsapparat zu einer besonderen Reflexbewegung. Bei jeder Körperdrehung müssen die Einzelaugen ihre Stellung

zum Licht ändern und sind Reizungen durch Zu- oder Abnahme der Intensität ausgesetzt. Eine Gruppe solcher Einzelaugen, zu einem zusammenhängenden, nach allen Richtungen des Raums gerichteten Organ vereinigt, finden wir bei den Cladoceren, die, wie wir eingangs dieser Arbeit sahen, tatsächlich durch das Licht jederzeit vollkommen im Raum orientiert sind.

Im letzten Stadium der Entwickelung finden wir zwei solche Gruppen von Photorezeptoren zu beiden Seiten des Kopfes vor, denen dann hauptsächlich die seitliche Orientierung zukommt, während die „Statocysten" bereits daneben eine Orientierung mit Hilfe der Schwerkraft, also zum Erdzentrum vermitteln (Mysiden). Es können also sehr wohl zwei Orientierungsweisen bestehen, die sich unter normalen Umständen einfach ergänzen. Es ist schade, dass von Bauer keine Versuche mit Unterlicht gemacht worden sind, um herauszufinden, wie sich beide Orientierungsweisen zueinander verhalten, wenn ein zweckmäßiges Zusammenwirken ausgeschlossen ist. Einer der beiden Reize müsste sich dann als der stärker richtende herausstellen.

Die Lichtsinnesorgane bieten also diesen Tieren, soweit nicht andere Reize mit lokalisierter Reizquelle den Erfolg des Lichtreizes aufheben, in mehr oder weniger vollkommener Weise einen Ersatz für statische, d. h. Balanceorgane, eine Tatsache, auf die schon der Bau dieser Organe hinweist. Bei der Statocyste läuft der Bauplan des Organs auf die Möglichkeit der Rezeption von Reizen aus verschiedenen Richtungen und die Ausbildung besonderer Reflexbewegungen auf jede der verschiedenen Reizwirkungen hinaus; beim Auge der Daphniden fanden wir den gleichen Typus wieder. Logisch dürfte man also nicht von der Statocyste als dem statischen Organ schlechthin sprechen. Man müsste sie vielmehr als barostatisches Organ vom photostatischen Organ unterscheiden. Da aber vermutlich sowohl die Statocyste als auch das Auge verschiedene Funktionen besitzen können, so ist eine Benennung nach der Funktion überhaupt nicht zweckmäßig und man spräche am besten einfach vom Schwerkrafts- und Lichtsinnesorgan (Baro- und Photorezeptor), also nicht nach der Funktion, sondern nach der spezifischen Reizbarkeit. Als Qualifikation ist aber der Begriff der Photostatik, der Orientierung mit Hilfe des Lichtreizes von bedeutendem Wert, insofern er den vollendeten Parallelismus der statischen Erscheinungen deutlich zum Bewusstsein bringt. Em. Rádl gebührt das Verdienst, auf diese Verhältnisse zuerst hingewiesen zu haben[1]).

Wir sehen hier also eine lange Reihe vor uns, in der wir immer wieder zwei Erscheinungen begegnen, die aufs engste ver-

1) Die Veröffentlichung Rádl's, in der sich diese Hinweise finden (Arch. f. d. ges. Phys. Bd. 87, 1901), ist mir erst nach Drucklegung des ersten Teils dieser Arbeit zu Gesicht gekommen. Ich hätte sonst Rádl's Beobachtungen noch eingehender gewürdigt.

knüpft sind, ja ohne einander undenkbar wären: die Reaktion auf Lichtveränderungen durch Bewegungen und die Regulierung dieser Bewegungen in der Weise, dass weitere Lichtreize vermieden, resp. die bereits eingetretenen abgeschwächt werden. In der Art aber, wie die Regulierung erreicht wird, finden wir die mannigfachsten Abstufungen. Diese beziehen sich zunächst darauf, ob, wie bei *Euglena*, meist nur zum Licht hinführende Bewegungen auf Lichtreiz ausgeführt werden, oder, wie bei *Stentor*, nur vom Licht fortführende, oder endlich, wie bei den Cladoceren, beide Arten. Zweitens aber auf die soeben behandelten Unterschiede in der Art und Vollkommenheit der Orientierung, die bis zu einer vollendeten Photostatik führen kann. Trägt nun die bisherige Nomenklatur diesen Verhältnissen Rechnung? Das scheint mir nicht der Fall zu sein.

Nach der ursprünglichen, in Loeb's grundlegenden Arbeiten mit der größten Schärfe ausgesprochenen Definition fasst man als Heliotropismus (Phototropismus, später für Organismen mit freier Ortsbewegung Phototaxis) alle diejenigen Erscheinungen zusammen, welche mit Hilfe einseitig regulierender Bewegungen zu einer Orientierung des Organismus zur Lichtquelle führen, d. h. die Einstellung einer „Symmetrieachse" des Körpers in die Richtung des Lichteinfalles bewirken. Dabei nimmt man an, dass das einmal orientierte Tier sich von selbst auf das Licht zu oder vom Licht fort bewegen müsse, je nachdem auf Grund einer bestimmten Disposition die Regulierbewegung eine Einstellung des vorderen Körperpols zum Licht hin oder vom Licht fort bewirkt. Diese Disposition kann sich in ihrem Sinne umkehren, je nachdem das Tier „schwachem" oder „starkem" Licht ausgesetzt ist. Jedenfalls wird die Positivität oder Negativität der Bewegungen von der Einstellung des Körpers in die Strahlenachse abhängig gemacht und es können daher nach dieser Definition Tiere, die keine derartige Orientierung zeigen, nicht phototaktisch sein. Organismen, die auf Lichtreize reagieren, ohne sich zu orientieren, heißen nach Loeb „unterschiedsempfindlich", nach Oltmanns photometrisch, nach Davenport und Cannon photopathisch. Sie sind dadurch charakterisiert, dass allein der Unterschied resp. die Intensität der Belichtung bei ihnen als Reiz wirkt, was für die phototaktischen Tiere nicht angenommen wird. — Diese Gedankengänge finden sich besonders bei Loeb, aber auch bei Rádl mit aller wünschenswerten Deutlichkeit ausgesprochen. Der erstere betont wiederholt, die „heliotropischen" Tiere seien „gezwungen, ihre Körperachse in die Richtung der Lichtstrahlen einzustellen". Rádl seinerseits vergleicht das „phototropische" Tier mit der Magnetnadel, die von einer richtenden Kraft mit zwingender Notwendigkeit in eine bestimmte Richtung eingestellt wird, sofern nicht andere Kräfte störend dazwischentreten. Die gerichtete Bewegung ist für ihn eine

einfache Konsequenz der „phototropischen Orientierung“. Halten wir gegen diese Auffassung die Experimente von Jennings, so wird uns ihre volle Tragweite bewusst. Hier haben wir Tierformen, die der Beobachter zunächst für „positiv“ oder „negativ“ phototaktisch halten müsste, und doch findet sich von einer festen Einstellung, wie sie nach der Theorie Loeb's erwartet werden sollte, keine Spur. Betrachten wir andererseits die Cladoceren. Zahlreiche Beobachter haben, von Loeb's Arbeiten angeregt, an Daphnien und verwandten Arten Versuche über Phototaxis angestellt und haben diese Tiere in der Regel als positiv phototaktische bezeichnet. Und doch verdienen die Daphnien weder das Prädikat der positiven noch der negativen Phototaxis im Sinne der alten Theorie. Sie sind zwar vollkommen — im allgemeinen positiv — nach der Lichtquelle orientiert, aber sie bewegen sich bald auf die Lichtquelle zu, bald von ihr fort, in periodischem Wechsel, je nach der Stärke der Belichtung[2]). Will man alle diese Erscheinungen aus den Phototaxien ausschließen, so wird dieser Begriff sich auf einige wenige Fälle beschränken müssen, von denen ich nicht einmal sicher bin, ob sie einer genauen Untersuchung standhalten könnten.

(Schluss folgt.)

Raphael E. Liesgang. Beiträge zu einer Kolloidchemie des Lebens.

Dresden 1909. Verlag von Th. Steinkopff.

Der Autor des Buches ist seit langem bei denjenigen, welche sich mit der Kolloidchemie beschäftigt haben, durch interessante Versuche über die Niederschlagsbildung in Gallerten bekannt. Auch sein vorliegendes Buch hat zum tatsächlichen Inhalt eine große Zahl ähnlicher Versuche, an welche jedoch weiter noch Betrachtungen über den möglichen Zusammenhang des Beobachteten mit Vorgängen in den lebenden Wesen angeknüpft werden; so werden die mannigfachsten Erscheinungen, wie z. B. die Stoffaufnahme und -abgabe, die Verdauung, die Kontraktion, das Wachstum, die Zellteilung, die Vererbung, die Ablagerung von Salzen in Knochen- und Knorpelsubstanz und noch vieles andere an die Gallertversuche angeschlossen. Leider geschieht dies aber in einer Form, welche lebhaften Einspruch herausfordert; das ganze Werk ist ein Monstrum der Systemlosigkeit, sowohl dadurch, dass die vielen Experimente, wertvolle und gleichgültige, einfach der Reihe nach hergezählt werden, als noch viel mehr dadurch, dass die Hinweise auf die Biologie nur in Gestalt kurzer Gedankensplitter, halber Sätze, kleiner Fragestellungen, offenbar so, wie sie dem Autor gelegentlich der Anstellung seiner Versuche durch den Kopf gegangen und notiert worden sind, hier reproduziert werden, so dass dem Leser zugemutet wird, was Sache des Autors war, durch kritische Durchdenkung und Sichtung die Spreu vom Weizen zu trennen. So ist denn die Lektüre alles eher als ein Genuss, und das Buch ist ein beklagenswertes Beispiel dafür, wie eine geleistete, an sich wertvolle experimentelle und gedankliche Arbeit durch den Verzicht auf die letzte notwendige Überarbeitung weitgehend entwertet werden kann. **Rudolf Höber.**

2) Daher scheint es mir auch unzweckmäßig, die eigentliche Ursache aller Tropismen, die Reaktion auf Intensitätsschwankungen durch Bewegungsreflexe, in der Definition gänzlich auszuschalten, wie dies z. B. Rádl tut.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der kgl. bayer. Hof- u. Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Der Abonnementspreis für 24 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einsenden zu wollen.

Bd. XXX. 15. Juni 1910. № 12.

Inhalt: **Ewald**, Über Orientierung, Lokomotion und Lichtreaktionen einiger Cladoceren und deren Bedeutung für die Theorie der Tropismen (Schluss). — **Heiberg**, Ein paar Bemerkungen über die Zellkerne und die Granula experimenteller Carcinome wie auch über Abstrichpräparate aus diesen Tumoren. — **Nüsslin**, Zur Biologie der Gattung *Mindarus* Koch.

Über Orientierung, Lokomotion und Lichtreaktionen einiger Cladoceren und deren Bedeutung für die Theorie der Tropismen.

Von **Wolfg. F. Ewald.**

(Schluss.)

Der Sinn einer Benennung scheint mir, das Wesentliche der Vorgänge herauszugreifen; wenn die Definition nur auf einen kleinen Teil der Erscheinungen passt, so muss sie als spezieller Unterbegriff einem Hauptbegriff eingeordnet werden. Wir sahen aber, dass unter allen vom Licht in ihren Bewegungen regulierten Tieren eine vollkommene Orientierung mit Sicherheit nur bei höheren Formen nachgewiesen ist, als letztes Glied einer Entwickelungskette, die bei mehr oder weniger unorientierten Formen anfängt. Das Wesentliche und unmittelbar Auffällige für uns, das einer ungeheuren Zahl einfacher Organismen gemeinsam ist, besteht in der regulierenden Wirkung des Lichts auf ihre Bewegungen. Wir müssen uns daher meines Erachtens entschließen, den Orientierungsbegriff als sekundär aus der Definition der Phototaxis auszuschalten und für sich zu betrachten. — Weiterhin ist es unzweckmäßig, der Phototaxis die Unterschiedsempfindlichkeit (Photometrie, Photopathie) gegenüber zu stellen. Vielmehr ist die Empfindlichkeit für Unterschiede

der Belichtung in allen auf den Reaktionsvorgang selbst untersuchten Fällen als die reizbewirkende Ursache festgestellt worden. Da diese Fälle den verschiedensten Stufen der Organisationshöhe entnommen sind, scheint mir kein Grund vorzuliegen, die Existenz von Dauerwirkungen des Lichtreizes anzunehmen. Eine solche müsste erst einwandfrei bewiesen werden. Die schnelle Adaptation auf Lichtreize scheint vielmehr ein Charakteristikum aller dieser Reizwirkungen zu sein. Im ersten Teil vorliegender Arbeit ist der Versuch unternommen worden, den Orientierungsvorgang genau zu analysieren, und es hat sich dabei, wie ich hoffe, zweifellos herausgestellt, dass ein Gegensatz zwischen Intensitätswirkungen und Richtungswirkungen des Lichts nicht besteht. Um zu wiederholen: Es können auch die Richtungswirkungen des Lichts nur von dessen Intensitätsschwankungen abhängen und kommen dadurch zustande, dass anstatt einer einzigen, mehrere lichtempfindliche Körperstellen in spezifischer reizleitender Verbindung mit dem Lokomotionsapparat oder Teilen desselben stehen. Der Lokomotionsapparat wird bei dieser Anordnung instand gesetzt auf Reize von den verschiedenen Rezeptoren in verschiedener spezifischer Weise zu reagieren. In den Lichtreaktionen der Cladoceren spricht sich diese Tatsache besonders augenfällig aus; man muss aber zu der Auffassung kommen, dass bei der adaptiven Natur der Lichtreizreaktionen gar keine andere Lösung des Orientierungsproblems denkbar ist.

Wir sehen somit, dass die alte Definition der Phototaxis zwei Begriffe voneinander abhängig macht, die es nicht zu sein brauchen: Den Sinn der Reizbeantwortung (positiv und negativ) und die Orientierung. Dass dies unzweckmäßig ist, ergibt sich schon daraus, dass gerade unter solchen Organismen, die orientiert sind, viele existieren (Cladoceren, Mysiden), die weder als positiv noch als negativ bezeichnet werden können, sondern fortwährend zwischen beiden Reaktionsformen abwechseln, mit dem Erfolg, dass sie dauernd in gleichmäßiger Beleuchtung bleiben. Solche Tiere dagegen, die man als vorwiegend positiv oder negativ bezeichnen kann, sind oft (Ciliaten, Bakterien) mehr oder weniger unorientiert.

Wir stehen also vor der Notwendigkeit, die Nomenklatur umzuändern, um den Verhältnissen, wie sie sich nach den Untersuchungen der letzten Jahre darstellen, Rechnung zu tragen.

Die zugrunde liegende Erscheinung ist die Beantwortung von Lichtreizen durch lokomotorische Bewegungen. Diese Erscheinung nenne ich Photokinesis und folge dabei Engelmann, der diesen Ausdruck bereits 1883 in ähnlichem Sinne anwendet. Ich befinde mich dabei auch in Übereinstimmung mit den Vorschlägen zur Einführung einer objektiven Nomenklatur etc." von Beer, Bethe und v. Uexkuell. Diese Autoren nennen die Beantwortung von Reizen mit Hilfe eines Nervensystems Antikinesen,

ohne ein solches Antitypien. Letztere Unterscheidung erscheint mir allerdings innerhalb des kleinen Gebietes der Lichtreizbeantwortung vorläufig nicht ratsam zu sein, da es nicht sicher ist, ob das Fehlen eines Nervensystems für die Lichtreaktionen charakteristische Besonderheiten im Gefolge hat. In entsprechender Weise, wie den Begriff der Photokinesis kann man auch den der Chemokinesis bilden (Rothert). Die Photokinesen unterscheiden sich nach Intensität und Dauer. Bei den Cladoceren war die Intensität der Photokinesis innerhalb gewisser Grenzen der Intensität des Reizes in einem bestimmten Verhältnis proportional. Wie weit das auch für andere Formen zutrifft, ist mir nicht bekannt und bedarf auch noch weiterer Untersuchung. — Reizanlass für die photokinetischen Lokomotionen einer Tierform ist eine mehr oder weniger umfangreiche Veränderung der Lichtintensität, und zwar wirkt entweder die Erhöhung: additive Photokinesis, oder die Herabsetzung: subtraktive Photokinesis, als Reiz, zusammengefasst als anisodynamische Photokinesen; oder der Reizanlass kann sowohl in Erhöhung als in Herabsetzung der Intensität bestehen: isodynamische Photokinesis.

Die Phototaxis ist das Resultat gewisser photokinetischer Lokomotionen.

Wir müssen diesen Hauptbegriff so weit wie möglich fassen und definieren daher nach dem Erfolg als Phototaxien die regulatorischen photokinetischen Lokomotionen[3]), d. h. diejenigen, welche eine Regulierung der Lage des Tieres in bezug auf die Lichtquelle herbeiführen, und zwar sowohl auf deren Intensität als auf deren Richtung.

Diese Lokomotionen unterscheiden wir weiterhin nach zwei Richtungen: Erstens nach dem Sinne (Vorzeichen) und zweitens nach der Ausbildung der dabei auftretenden Bewegungsreflexe. In ersterer Beziehung unterscheiden wir positive (+), negative (—) und amphitrope (+ —) Phototaxien, je nachdem die Bewegung auf Lichtreiz das Tier zum Licht hin oder vom Licht fort führt, oder beide Richtungen einschlagen kann. In zweiter Hinsicht müssen wir unterscheiden, ob das Tier auf Lichtreize aus verschiedenen Richtungen mehrere Bewegungsreflexe ausführt oder nur eine stereotype Reaktionsform besitzt. Wir scheiden demnach die Phototropismen in direkte und indirekte.

In engstem ursächlichem Zusammenhang mit der Phototaxis steht die Photostatik, und zwar so, dass die Photostatik eine Folge der Phototaxis sein kann, aber nicht muss. Das Verhältnis ist also das gleiche wie zwischen Phototaxis und Photokinesis.

3) Lokomotorische Bewegungen verhalten sich zu Lokomotionen wie die Ursache zur Wirkung.

Wir können auf Grund der oben verfolgten Entwickelung der Photostatik entsprechend der Ausbildung der photostatischen Organisation der Begriffe die Astatik, Dysstatik und Eustatik aufstellen. Je nachdem eine Orientierung im Raum gar nicht, nur unter gewissen Umständen oder völlig vorhanden ist, sagen wir von einer Tierform, sie sei astatisch, dysstatisch oder eustatisch.

In die Definition der Phototaxis nicht einbegriffen ist die etwas ferner liegende Frage, auf welchen Reiz hin überhaupt die Tiere dauernd lokomotorische Bewegungen ausführen. Auch hier kommen neben noch unerkannten inneren Reizen sicher auch äußere Agentien, wie chemische und besonders photische Reize in Betracht. Diese Verhältnisse sind aber vorläufig nicht genügend untersucht. Es sei nur betont, dass es sich bei der angeführten Nomenklatur der phototaktischen Erscheinungen lediglich um die regulatorischen Lokomotionen handelt, also diejenigen, die eigens zum Zweck einer Veränderung der Lage des Tieres in bezug auf die Lichtquelle unternommen werden, — sei es im Sinne einer Annäherung oder Entfernung, sei es zur statischen Orientierung. Zu einer entscheidenden Untersuchung über der Phototaxis einer Tiergruppe gehört also eine genaue Analyse der Reaktionsvorgänge. Der Nachweis positiver oder negativer Reaktionen allein genügt dazu nicht.

Zur ersten Gruppe der Bezeichnungen ist ferner zu bemerken, dass, wie es nach den bisherigen Untersuchungen scheint, letzten Endes die positiven Phototaxien die Folge einer Herabsetzung, die negativen aber die Folge einer Erhöhung der Lichtintensität sind. Die ersteren kommen also durch subtraktive, die letzteren durch additive Photokinesen zustande. Es gibt Tiere, die nur die Erhöhung und solche, die nur die Herabsetzung der Intensität als Reiz rezipieren und demgemäß auf Lichtreiz stets nur negative, resp. nur positive Lokomotionen ausführen. Von diesen führen wahrscheinlich zahlreiche Übergänge zu den Arten, die sowohl auf Erhöhung wie auf Herabsetzung der Intensität durch einen besonderen Reflex reagieren, also doppelsinnig reizbar sind (isodynamische Photokinesis) und daher amphitrope Phototaxis zeigen.

Eine Übergangsform ist z. B. *Euglena*, die für alle gewöhnlichen Intensitätszunahmen ganz unempfindlich ist, dagegen auf maximale Helligkeiten doch ihre Reaktion umkehren kann. Bei dieser Form ist also die Empfindlichkeit für Lichtzunahmen sehr viel geringer als für Lichtabnahmen. Bei wirklich amphitropen Formen (Cladoceren) sind beide Empfindlichkeiten annähernd gleich fein ausgebildet.

Man wird sich dazu entschließen müssen, viele Tiere, die heute schlechthin als positiv phototropisch gelten, noch einmal genauer auf ihre Phototaxis zu untersuchen. Es wird sich dabei, wie ich

glaube, bei vielen herausstellen, dass sie nur vorwiegend positiv oder gar amphitrop sind — wie das sogar für die so viel untersuchten Daphnien zutrifft.

Jedenfalls ist es durchaus erforderlich, stets bei Angabe des Vorzeichens der Phototaxis die Reizintensität zu erwähnen, für welche die betreffende Reaktion gilt. Das zu erstrebende Ziel wäre, für jede phototaktische Form das Verhältnis von subtraktiver zu additiver Photokinesis, d. h. die Reizbarkeit für Ab- oder Zunahmen des Lichts, zahlenmäßig durch einen Bruch auszudrücken: $P/N = X$. Praktisch geschieht das, indem man von der Adaptationsintensität ausgehend, Erhellungs- und Verdunkelungsreize auf das Tier einwirken lässt und die Größe der Reaktionsbewegung nach der Formel: $S/t =$ Weg Zeit oder umgekehrt bemisst, wie dies im ersten Teil dieser Arbeit geschehen ist. Für die amphitropen Daphnien ist z. B. $P = N$, oder doch mit großer Annäherung. Für *Euglena* dagegen ist $P > N$. Alle Tiere, bei denen $P > N$, heißen vorwiegend positiv, solche, bei denen $P < N$, vorwiegend negativ. Die Zahl der Tierformen mit einseitig vorwiegender Reizbarkeit dürfte äußerst groß sein.

Was die dritte Gruppe von Bezeichnungen (Photostatik) betrifft, so wurde bereits gesagt, dass sie sich der Entwickelung des Orientierungsvermögens anpasst, wie wir sie weiter oben verfolgt haben. Ob es astatische Formen gibt, d. h. solche, die unter keinen Umständen orientiert sind, ist mir nicht sicher bekannt. Denkbar sind sie wohl, denn man braucht sich nur vorzustellen, dass ein Stentor an allen Teilen seines Körpers gleich lichtempfindlich wäre, um sich ein Bild von völliger Astatik machen zu können. Eine Phototaxis wäre auch in diesem Falle möglich, denn die bloße Ausbildung von Rückzugsbewegungen auf Lichtreiz genügt bereits, um das Tier in Zonen bestimmter Lichtintensität zu halten. Ich glaube, dass dieser Fall bei den von Oltmanns untersuchten *Volvox* vorliegt. Diese Tiere reagieren, wie es scheint, nur auf die Unterschiede in der Belichtungsintensität, und zwar in sehr empfindlicher Weise. Von einer Einstellung in die Strahlenachse berichtet Oltmanns nichts, im Gegenteil bestreitet er sogar das Vorhandensein einer solchen Einstellung aufs entschiedenste. Es ist auch von vornherein nicht wahrscheinlich, dass diese kugelförmigen Individuenkolonien mit ihren nach allen Seiten des Raumes symmetrisch ausgebildeten Einzelzellen eine feste Einstellung zum Licht behalten, die zu wesentlichen Unterschieden zwischen dem einen, stets vom Licht abgewendeten Teil der Kolonie und seinen Antipoden führen müsste. Zudem lässt sich die rollende Bewegung dieser Flagellaten schlecht mit der Auffassung von einer Orientierung vereinbaren. Wenn also dieser Fall auch vielleicht einer erneuten Untersuchung nach den angeführten Gesichtspunkten bedarf, so scheint es mir

doch wahrscheinlich, dass die Volvocinen astatisch phototaktische Organismen sind. Gleichzeitig sind sie nach Oltmanns' Beschreibung offensichtlich vollkommen amphitrop. — Nach diesen Feststellungen scheint es mir ratsam, den Begriff der astatischen Phototaxis wenigstens vorzusehen.

Die dysstatischen Formen sind dadurch charakterisiert, dass sie, einmal desorientiert, ihre Orientierung meist nur auf Umwegen wiederfinden, während die eustatischen Tiere direkt zweckmäßige Regulierbewegungen machen, gleichgültig, in welcher Lage zum Licht sie sich befinden mögen. Dabei ist aber hervorzuheben, dass die statische Orientierung zum Licht jederzeit durch hinzutretende stärkere Reize vorübergehend aufgehoben werden kann (Wettstreit der Reize).

Über die Unterscheidung in direkte und indirekte Phototaxis ist nur weniges zu sagen, da ihre Berechtigung und ihre Anwendung auf der Hand liegen. Es ist klar, dass diese Begriffe von grundlegender Bedeutung für die Betrachtung der phototaktischen Erscheinungen sind, indem sie die höheren von den niederen Organisationen trennen. Insbesondere sind sie auch für die Photostatik wesentlich, da direkte und indirekte Phototaxien verschiedene Ausbildungen der Photostatik im Gefolge haben. Zur Eustatik gehört unbedingt direkter, zur Dysstatik indirekter Phototropismus. Die Astatik könnte sich a priori mit beiden Arten der Phototaxis verbinden; wie es in Wirklichkeit ist, kann sich erst durch zahlreiche weitere Versuche ergeben.

Eine Unterscheidung der verschiedenen Reaktionsformen auf Lichtreize ist bereits von Rothert versucht worden, der die Reaktionen durch Rückzugsbewegungen apobatisch, die Reaktionen durch Wendebewegungen strophisch nannte. Es will mir aber scheinen, als seien diese Bezeichnungen aus verschiedenen Gründen nicht ganz glücklich gewählt. Erstens beziehen sie sich auf ganz bestimmte Reflexbewegungen, wie sie z. B. auf *Euglena* gar nicht passen wollen, denn diese Form macht keine Rückzugsbewegungen, sondern nur Kreiselbewegungen. Zweitens treffen sie auch nicht den Kern der Erscheinung dadurch, dass sie die einfachen, stereotypen Reaktionen von den höher differenzierten trennen. Die Ausdrücke „direkt" und „indirekt" haben den Vorzug, ohne neue Wortbildung alles nötige auszudrücken.

Die vorgeschlagene Nomenklatur findet, wie sich wohl von selbst versteht, zum Teil auch für die übrigen Tropismen Anwendung. Ausgenommen ist die Unterscheidung nach dem Grade der Orientierung, die, soweit sie nicht etwa in der Entwickelungsgeschichte des Schwerkraftsinnesorgans wiederkehren sollte, ein Charakteristikum der Phototaxis zu sein scheint. Denn bei der Ausbildung von speziellen Orientierungsvorrichtungen werden nur solche Reize ausgenutzt werden können, die regelmäßig in

genügender Stärke auf den Organismus einwirken. Es wäre zwar an sich denkbar, dass sich auch thermische oder chemische Bedingungen fänden, die zur statischen Orientierung geeignet wären; doch sind diese Verhältnisse wohl im allgemeinen zu veränderlicher Natur, um so weitgehende Anpassungserscheinungen, wie sie die Photo- und Barostatik zeigen, hervorzurufen. Auch ist die Reizquelle nicht in der vollendeten Weise lokalisiert wie bei Licht und Schwerkraft. Es wird also für diese Reizmittel genügen, wenn man den Reizanlass (chemo-, thermokinetisch), resp. den Erfolg der Reaktion (Chemo-, Thermotaxis etc.), den Sinn der Reizbeantwortung (positiv, negativ, amphitrop) und die Ausbildung der Reaktionsreflexe (direkt und indirekt) beschreibt. Es ist aber besonders darauf zu achten, dass nicht Antikinesen mit Tropismen verwechselt werden, wie das bis jetzt geschieht. So z. B. kann ich mir Mechanotaxis bei beweglichen Organismen nicht vorstellen. Bewegungsreflexe auf mechanischen Reiz sind reine Mechanokinesen.

Es würde zu weit führen, wenn ich die Anwendung dieser Nomenklatur auf sämtliche bisher untersuchte Formen von Fall zu Fall erläutern wollte. Ich habe, soweit es mir möglich war, versucht, bei Aufstellung der Begriffe alle in der zoologischen und physiologischen, sowie eine Anzahl der in der botanischen Literatur mitgeteilten Fälle zu berücksichtigen und bin dabei bis jetzt nicht auf Widersprüche gestoßen. Im Gegenteil schienen sich alle mir bekannten Tatsachen diesem Rahmen willig einzufügen. Zwar ist es wohl unausbleiblich, dass Systeme dieser Art bei zunehmender Erkenntnis Mängel zeigen und der Revision bedürfen. Andererseits schien es mir aber unaufschiebbar, die Konsequenzen der neueren Untersuchungen klar auszusprechen und zusammenhängend zu behandeln. Damit ergab sich die Notwendigkeit der neuen Nomenklatur ganz von selbst.

In dem nachstehenden Schema sind die einzelnen Termini so geordnet, dass die auf gleicher Höhe stehenden Begriffe in Kausalnexus stehen, und zwar die links vom Doppelstrich stehenden unter sich, die rechtsstehenden gleichfalls. Über die Zusammenhänge zwischen Vorzeichen und Reaktionsform bei der Phototaxis lässt sich nichts Allgemeingültiges sagen.

Schema zur Nomenklatur.

Photokinesis		Phototaxis		Photostatik
		Vorzeichen	Reaktionsform	
subtraktiv / additiv	anisodynamisch	positiv / negativ	indirekt	astatisch / dysstatisch
	isodynamisch	amphitrop	direkt	eustatisch

B. Zur Theorie der kleinen Lokomotionsperioden.

Im ersten Teile dieser Arbeit ist der Ablauf der Lokomotion bei den Cladoceren einer genaueren Untersuchung unterzogen worden. Wiederholen wir kurz die wesentlichen Punkte der dort beschriebenen Versuche. Es zeigte sich, dass die Lokomotion spontan periodischen Schwankungen unterworfen war, die zum Teil große Regelmäßigkeit zeigten. Weiterhin ergab sich, dass das Zustandekommen und die Intensität der Lokomotion von Reizwirkungen abhängt, an denen diejenige des Lichtes hervorragend beteiligt ist. Es ließ sich zeigen, dass beim Heruntergehen der Lichtintensität unter eine gewisse Schwelle die Lokomotionsintensität stark herabgesetzt wird. Es war also daraus zu schließen, dass die normale Lokomotion vom Vorhandensein gewisser Lichtreize abhing. Der Lichtreiz hatte aber keine Dauerwirkungen; vielmehr adaptierten die Cladoceren an alle mittleren Lichtintensitäten. Wir bezeichneten diejenige Lichtintensität, an welche die Tiere adaptiert waren, als Adaptationsintensität und diejenigen Teile des umgebenden Mediums, in denen die Adaptationsintensität herrscht, als Adaptationszone. Von der Adaptationsintensität ausgehend führte jede Veränderung der Intensität Reflexbewegungen herbei, und zwar Erhellung den „negativen Reflex“ oder zum mindesten eine Herabsetzung der Schlagfrequenz, die zu passivem Absinken führt, Verdunkelung den „positiven Reflex“. Diese Reflexe traten aber nicht ein, wenn die Veränderung der Lichtintensität in der Zeiteinheit ein gewisses Maß nicht erreichte (Einschleichen des Lichtreizes).

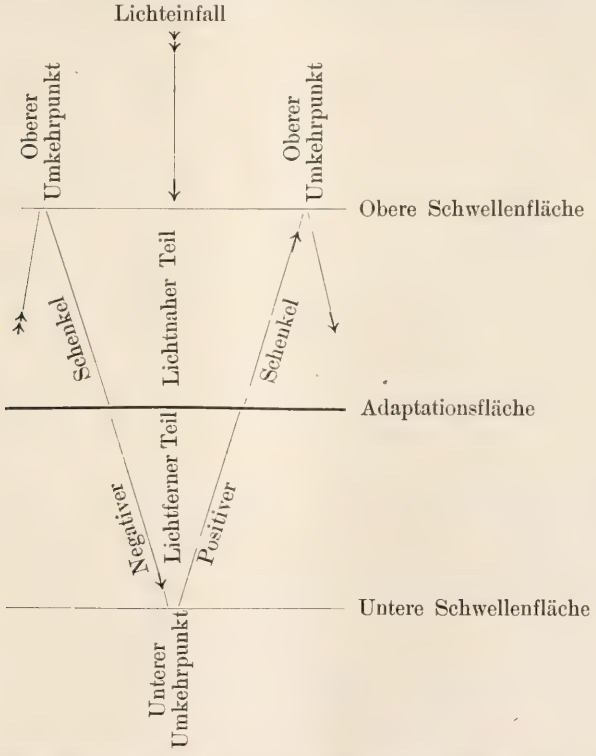
Wenn man diese Erscheinungen in Zusammenhang bringt, so ergibt sich für den Ablauf der periodischen Lokomotion durch Lichtreize folgendes Bild. Die Adaptationszone charakterisiert sich dadurch, dass das Tier ihre Überschreitung als einen Reiz empfindet. Man muss sich also diese Zone theoretisch von zwei Flächen begrenzt denken, die aus alle den Punkten bestehen, in welchen der besagte Reiz von dem Tier rezipiert wird. Die erforderliche Reizintensität bezeichnet man als Reizschwelle; man kann daher die genannten Flächen als positive und negative Schwellenfläche bezeichnen. Genau in der Mitte zwischen den beiden liegt die theoretische Adaptationsfläche[4]), welche jede Lokomotionsperiode in einen lichtnahen und einen lichtfernen Teil zerlegt. Die vollständige Periode besteht aus einem positiven und negativen Schenkel. Das Tier bewegt sich zunächst im positiven Teil der Periode zum Licht hin, erreicht die positive Schwelle, die es zur Umkehr durch

4) Diese Fläche existiert in Wirklichkeit nicht, denn sie würde die Existenz einer mathematisch genauen Adaptation voraussetzen. Tatsächlich sind die Tiere nur für eine Intensität adaptiert, die innerhalb etwas weiterer, durch den Abstand der Schwellenflächen voneinander gekennzeichneter Grenzen liegt.

den Erhellungsreiz veranlasst und legt darauf den negativen Teil zurück. Die Erreichung der negativen Schwelle bezeichnet das Ende der Periode. Jede Veränderung der Lichtintensität verschiebt die Periode einseitig, indem die Schwellen und damit die ganze Adaptationszone an eine andere Stelle des Raumes gerückt werden.

Natürlich spielt sich der Vorgang niemals in der geschilderten schematischen Weise ab. Es ist vielmehr im allgemeinen der Fall, dass die Tiere nach einer Reizung so stark motorisch erregt werden, dass sie bei der Reaktionsbewegung die Schwelle zunächst wesentlich überschreiten. Die Folge ist dann eine Gegenreaktion von ziemlicher Heftigkeit, die das Tier wieder beträchtlich über die gegenüberliegende Schwelle hinausführt. Auf diese Weise kommt wohl die Erweiterung der Perioden bei stärkerer Reizung zustande, wie sie aus meinen Kurven hervorgeht.

Schema einer kleinen Lokomotionsperiode.



Wenn man den Versuch machen will, sich nun auch eine Vorstellung über das Zustandekommen der spontanen kleinen Lokomotionsperioden zu machen, so wäre es wohl naheliegend, die eben entwickelten Anschauungen über die Lokomotion bei Veränderung der Lichtintensität dabei zugrunde zu legen. Die Existenz von

Schwellenflächen vorausgesetzt, müsste ganz von selbst eine periodisch sich umkehrende Lokomotion zustande kommen, die sich ebenfalls in jedem Umfang halten kann. Durch das passive Absinken müsste die untere Reizschwelle überschritten und ein Reizimpuls gegeben werden[5]), der zur Aufwärtsbewegung und unter Umständen zur Überschreitung der oberen Schwelle veranlasst. Dadurch würde dann entweder ein entgegengesetzter Impuls erteilt, resp. eine Verminderung der Schlagfrequenz veranlasst, oder das Absinken könnte auch ohne neuen Impuls einfach durch Eintreten einer Bewegungspause bewirkt werden, wie es ähnlich von Bethe für die Pulsationen von Medusen gezeigt worden ist. Da bei zunehmender Adaptation die Schwellenflächen immer näher zusammenrücken müssen, so wäre auch für sehr kleine Perioden eine Erklärung denkbar. In manchen Fällen von kleinen Lokomotionsperioden werden vielleicht auch periodisch eintretende Bewegungspausen im Wechsel mit Perioden lebhafter Beweglichkeit ohne Zuhilfenahme von Lichtreizen zur Hervorbringung der Erscheinung genügen. (Das würde z. B. von den Perioden bei *Bosmina* (s. S. 13), vom Reihenmarsch der *Volvox*-Weibchen (s. S. 26) und vom Tanzen der Mücken gelten können.)

Nun ist aber eine zweifellos konstatierte Beobachtung mit dieser Anschauung zunächst schwer zu vereinbaren, nämlich die periodisch wechselnde Lokomotion in horizontaler Richtung. Rádl führt einige Fälle solcher Lokomotionen bei Insekten an; ich selbst beschrieb im ersten Teil dieser Arbeit aktive horizontal gerichtete Lokomotionsperioden bei verschiedenen planktonischen Crustaceen, die in flachen Schalen von oben beleuchtet wurden. Von einem Intensitätsgefälle, wie ich es oben voraussetzte und wie es im freien Wasser zweifellos, bei den Versuchen im vertikalen Zylinder wahrscheinlich in ausreichendem Maße vorhanden war, kann hier nicht die Rede sein. Ebensowenig von Ermüdungspausen. Wir haben es vielmehr offensichtlich mit einer ganz allgemeinen Eigenschaft in Wasser oder Luft schwebender Tiere zu tun, die einer Erklärung in ihrer Gesamtheit bedarf. Was bewegt die Tiere zur Umkehr? Ein selbsttätig periodisch sich umkehrender endogener Impuls wie beim Herzschlag einiger Ascidien? Dem widerspricht aber die Tatsache, dass nur die horizontalen Lokomotionsperioden stets aktiv erfolgen, die vertikalen dagegen meist zur Hälfte passiv (Absinken). Es muss also ein äußerer Reiz sein, der die Umkehr bewirkt. Dass dieser Reiz optischer Natur ist, scheint mir ebenfalls sehr wahrscheinlich. Das Verhalten der Insekten spricht dafür. Rádl brachte Mückenschwärme dazu, über seinem Hute oder Stock zu

5) Oltmanns sagt vom Reihenmarsch der *Volvox*-Weibchen auf Grund einiger, von ihm angeführter Versuche: „Die Fallbewegungen werden offenbar sistiert, sobald eine Zone von bestimmter Intensität des Lichtes erreicht wird."

tanzen und konnte den ganzen Schwarm durch Höher- oder Tieferhalten des Hutes oder Stockes zum Steigen oder Fallen bringen. Ebenso folgte der Schwarm in horizontaler Richtung dem untergehaltenen Gegenstande. Es ist also offenbar, dass sich die Tiere in eine bestimmte Entfernung von einem bestimmten Fixpunkte einstellen und nun um diesen Punkt oszillieren, indem sie zuerst aufsteigen, sich dann wieder fallen lassen, bis sie dem Fixpunkte zu nahe kommen, wieder aufsteigen u. s. f. Sollten nun nicht auch die horizontalen Lokomotionsperioden ähnlich erklärt werden können? Es scheint mir, dass in allen beschriebenen und von mir beobachteten Fällen stets eine Grenzlinie irgendwelcher Art nachzuweisen war, die als Reiz die Umkehr der Bewegungsrichtung bewirken konnte und zwar wird es sich auch hier sehr häufig um eine Intensitätsgrenze handeln, die den Bewegungsreflex auslöst. Rádl beschreibt die Bewegungen einer Phryganide, die er dauernd über einer etwa 4 m langen Pfütze in deren längstem Durchmesser hin- und herschweben sah. Hier war offenbar der Uferrand der Pfütze die reizbewirkende Grenze. Entsprechendes lässt sich beim Flug der Insekten gegen die Flamme annehmen, wo entweder die plötzliche Abnahme des auf die Augen fallenden Lichts nach Passieren der Flamme oder die Wärme der Flamme oder aber das Anstoßen an die Scheibe der Lampe die Umkehr bewirken. Nicht anders ist es offenbar auch bei den Planktonten im Versuchsgefäß. Hier ist das Anstoßen an die Gefäßwand oder den Wasserspiegel die Ursache zur Umkehr, wie ein Blick auf die dem ersten Teil meiner Arbeit angefügten Kurven lehrt. E. Towle hat gezeigt, dass bei *Cypridopsis* Berührung mit festen Wänden sogar eine Umkehr im Sinne der phototaktischen Reaktion zur Folge hatte. Aus allen diesen Tatsachen scheint mir mit ziemlicher Deutlichkeit hervorzugehen, dass wir die Umkehr in der Richtung aktiver Bewegungen einesteils den wirklichen phototaktischen Reflexen, andernteils aber gewöhnlichen Fluchtreflexen zuzuschreiben haben, die bei Eintritt gewisser Reize bei weitaus der Mehrzahl aller Tiere ausgelöst werden und in einer Umkehrung der Bewegungsrichtung bestehen. Dass Tiere, die mehr oder weniger ausschließlich mit Hilfe ihrer Photorezeptoren orientiert werden, für optische Reize besonders empfindlich sind, kann nicht wundernehmen.

Was schließlich die vertikal gerichteten kleinen Lokomotionsperioden betrifft, so gibt es für ihr Zustandekommen mehrere Erklärungsmöglichkeiten. Mitunter genügt es, die regelmäßig eintretenden spontanen Bewegungspausen zur Erklärung heranzuziehen, wie wir das schon weiter oben andeuteten. Sie sind offenbar bei den meisten schwebenden Tieren die Regel, soweit nicht eine besondere Reizung und damit eine angestrengtere Lokomotion eintritt. Das Wiedereinsetzen der Bewegung wird hier durch einen regel-

mäßig beim Absinken eintretenden, meist wohl optischen Reiz bewirkt, sei es durch einen Verdunkelungsreiz nach zu schnellem Durchmessen eines Intensitätsgefälles wie bei den Cladoceren; sei es durch zu starke Annäherung an einen Fixpunkt, wie bei den tanzenden Mücken und Phryganiden. Ebenso wie am unteren, so kann auch am oberen Wendepunkte das Umkehren, resp. Sistieren der Bewegung statt durch spontane Pausen durch Lichtreize bewirkt werden.

In welcher Weise dieses Phänomen bestimmend auf die täglichen Vertikalwanderungen des Zooplanktons einwirken muss, habe ich am Ende des ersten Teils dieser Arbeit zu zeigen versucht. Wir sahen dort, dass die periodisch pendelnde Lokomotion eine Reaktion auf feine Intensitätsschwankungen des Lichts ermöglichen muss. Den Tieren wird die „Nullpunktseinstellung" (in diesem Falle Einstellung in die Adaptationsfläche) durch die hin- und herführende Bewegung ebenso erleichtert wie z. B. dem Physiker, der ein Telephon mit Hilfe des Schiebers der Wheatstone'schen Brücke auf Stromlosigkeit einstellen will.

C. Über die tonusregulierende Wirkung des Lichts.

Ich habe im ersten Teile dieser Arbeit gezeigt, dass innerhalb gewisser Grenzen die Intensität der Bewegungen der Lichtreizintensität proportional ist und dass bei Herabsetzung der Lichtintensität eine Verkleinerung der Amplitude der Periode eintritt, die bis zur Bewegungslosigkeit führen kann (Kurven V und VI). Beobachtet man Daphnien in der Dunkelkammer bei rotem Licht, so ist die Verringerung der Amplitude ihrer periodischen Lokomotionen höchst auffallend. Die Tiere halten sich durch gleichmäßige Ruderschläge stets annähernd auf der Stelle, statt wie sonst mehr oder weniger lebhaft auf und ab zu schwimmen.

Meine Versuche brachten mich auf den Gedanken, dass das Zustandekommen der normalen Tageslokomotion auf Lichtreizimpulsen annähernd gleichmäßiger Intensität beruht, und ich kam folgerichtig dazu, diese Erscheinung als Phototonus aufzufassen. Zu meiner Freude fand ich neuerdings in der älteren Literatur zwei Angaben, die auf ganz analoge Verhältnisse bei freischwimmenden Pflanzen hinweisen. Die erste stammt von Engelmann und ist in seinen Untersuchungen über das *Bacterium photometricum* enthalten. Dieser Organismus vollführt überhaupt nur dann Bewegungen, wenn er vom Licht getroffen wird; sonst verfällt er in „Dunkelstarre". Die Lokomotionen sind um so kräftiger, je höher die Lichtintensität ist. Bei diesen Formen hängt also die gesamte Lokomotion allein von der Lichtstärke ab. Ganz ähnliche Beobachtungen hat auch Oltmannns an Volvocinen gemacht. Er konstatiert, dass bei starker Verdunkelung die *Volvox*-Kugeln fast unbeweglich am

Boden liegen und in der Nacht oder bei starker Bewölkung nur träge mit ganz langsamen Bewegungen im Wasser umhertreiben. Die Annahme eines Phototonus erscheint noch verlockender, wenn man bedenkt, dass bei den untersuchten Formen das Lichtsinnesorgan die Funktion eines statischen Organes mit übernommen hat, welches ja nicht nur eine orientierende, sondern auch eine tonusregulierende Eigenschaft in den meisten Fällen zu haben pflegt (s. auch J. R. Ewald's Theorie vom Tonuslabyrinth, meine eigenen Versuche an Aalen und besonders Bauer's Untersuchungen an Mysiden). Da die Tiere sich allen mittleren Lichtintensitäten adaptieren, erhalten sie die nötigen Reizimpulse vielleicht unter normalen Umständen durch das Überschreiten der Lichtreizschwellen. Das Absinken bei unzureichender Lokomotion muss ganz von selbst bewirken, dass stets von Zeit zu Zeit eine Reizschwelle überschritten wird. Starke Reize veranlassen eine ausgiebige Schwellenüberschreitung, während Herabgehen der Gesamtintensität unter ein gewisses Maß, die untere Lichtreizschwelle, vorübergehend ein völliges Aufhören der Reizimpulse zur Folge haben kann.

Auch hier scheint eine sehr allgemeine biologische Erscheinung vorzuliegen, die dringend noch näherer Untersuchung bedarf. Meine kurze Notiz hat nur den Zweck, auf das interessante Problem erneut hinzuweisen.

Zusammenfassung.

III. Teil.

A. Theorie der Orientierung.

1. Der einfachste Orientierungsvorgang, wie er von verschiedenen Autoren theoretisch postuliert worden ist, bestände in einer direkten Reaktion symmetrischer Bewegungsorgane, resp. des sie beeinflussenden Körperplasmas, auf Licht durch Änderung der Bewegungen auf der bestrahlten Seite.

2. Der einfachste tatsächlich nachgewiesene Orientierungsapparat besteht in der Lokalisation der Lichtempfindlichkeit am vorderen Körperpol in Verbindung mit der Ausbildung von Bewegungsreflexen, die bei Reizung des empfindlichen Pols eintreten und die Bewegungsrichtung des Tieres ändern (indirekte Orientierung).

3. Dieser Apparat wird zunächst durch die Entstehung eines einfachen Auges verbessert. Er wird genauer und lichtstärker.

4. Durch Zusammenstellung mehrerer nach verschiedenen Richtungen angeordneter Einzelaugen in Verbindung mit der Ausbildung verschiedener spezifischer Bewegungsreflexe bei Reizung eines jeden Einzelauges wird eine direkte Orientierung ermöglicht.

5. Im letzten Stadium teilen sich die Augen mit den Statocysten in die Orientierung.

6. Man ist also berechtigt, den Augen mancher niederer Wassertiere eine photostatische Funktion zuzuschreiben, deren Entwickelung vom Unvollkommenen zum Vollkommenen sich verfolgen lässt.

7. Die bisherige Tropismentheorie lässt das Vorhandensein von positiver oder negativer Phototaxis von dem Vorhandensein einer direkten Orientierung abhängen und setzt die Phototaxis in Gegensatz zur Empfindlichkeit für Unterschiede der Beleuchtung. Die „Unterschiedsempfindlichkeit" wird gar nicht zu den Tropismen gerechnet.

8. Diese Definition gibt zu Missverständnissen Anlass, da jede Reizwirkung des Lichtes auf Intensitätsschwankungen beruhen muss.

9. Die Entwickelungsgeschichte der Orientierung mit Hilfe des Lichtes zeigt, dass die Einstellung des Körpers in die Strahlenachse nicht das wesentliche Charakteristikum der Phototaxis sein kann, sondern nur auf dem Grade der Ausbildung der Rezeptoren und Bewegungsreflexe beruht. Die gemeinsame Grundlage besteht in der Beantwortung von Lichtreizen durch regulatorische Bewegungsreflexe.

10. Die bisher gültige Nomenklatur, die nur positiv oder negativ phototaktische Tiere unterscheidet und sich dabei auf die Definitionen der alten Theorie stützt, genügt nicht zur Charakterisierung der durch die neueren Untersuchungen ermittelten Erscheinungen. Vor allem fasst sie die Definition der Phototaxis zu eng.

11. Es wird daher folgende Definition vorgeschlagen: Beantwortung von Lichtreizen durch lokomotorische Bewegungen: Photokinesis, unterschieden in: isodynamische und anisodynamische; letztere weiter in: additive und subtraktive. Phototaxien: regulatorische, photokinetische Lokomotionen, unterschieden: nach dem Sinne (Vorzeichen) in positive, negative und amphitrope; nach der Ausbildung der Bewegungsreflexe in indirekte und direkte. Photostatik: unterschieden nach der Ausbildung, resp. dem Vorhandensein einer photostatischen Orientierung, in: Eustatik, Dysstatik und Astatik. Diese Nomenklatur findet mit Ausnahme der letztgenannten Unterscheidung auch auf andere Tropismen Anwendung.

B. Theorie der kleinen Lokomotionsperioden.

12. Im Zustande der Erregung pendelt das Tier zwischen positiver und negativer Reizschwelle hin und her. Es entsteht also das Bild einer Adaptationszone begrenzt von einer positiven und negativen Schwellenfläche.

13. Im Zustande der Ruhe wird zumeist der negative Reflex durch einfaches Verringern der Schlagfrequenz und demzufolge passives Absinken bewirkt. Diese Wirkung kann entweder auf einer Schwellenüberschreitung oder auf dem Eintreten einer Ermüdungspause beruhen.

14. In gewissen Fällen lassen sich die kleinen Lokomotionsperioden allein durch regelmäßiges Eintreten von Ermüdungspausen erklären.

15. In anderen Fällen genügt weder Schwellenüberschreitung noch Ermüdungspause zur Erklärung des negativen Teiles der Periode, und es müssen teils Fluchtreflexe, hervorgerufen durch anderweitige optische Reize, teils Mechanokinesen (Berührung fester Wände) angenommen werden.

16. Zur Regulierung der Lage der Planktonten zur Lichtintensität genügt das Eintreten von Verdunklungsreizen bei Überschreitung der unteren Schwelle.

C. Über den Phototonus.

17. Die Abhängigkeit der Bewegungsintensität der Cladoceren von der Lichtintensität legt den Gedanken nahe, dass das Licht vermittelst der Photorezeptoren eine tonusregulierende Wirkung auf die Muskulatur der Tiere ausübt.

Literaturverzeichnis zu Teil II.

Bauer, V. Die reflektorische Regulierung von Schwimmbewegungen bei den Mysiden. Ztschr. f. allg. Physiol., Jahrg. 1908, Heft 3.

Beer, Bethe und v. Uexküll. Vorschläge z. Einf. einer objekt. Nomenklatur in d. Physiologie. Biol. Centralbl. Bd. XIX, 1899.

Engelmann, Th. W. *Bacterium photometricum.* Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 30, 1883.

Ewald, J. R. Physiol. Untersuchungen über d. Endorgan d. Nervus octavus. Wiesbaden 1892.

— Wolfg. F. Die Fortnahme des häutigen Labyrinths und ihre Folgen b. Flussaal. Arch. f. d. ges. Phys., Bd. 116, 1907.

Jennings, H. S. Contributions to the study of the behaviour of lower Organisms. Washington 1904.

Loeb, J. Der Heliotropismus der Tiere und seine Übereinstimmung mit dem der Pflanzen. Würzburg 1890.

— Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen. Leipzig 1906.

Oltmanns, Fr. Über die photometrischen Bewegungen der Pflanzen. Flora, Bd. 75, 1892.

Rádl, Em. Untersuchungen über die Lichtreaktionen der Arthropoden. Arch. f. d. ges. Phys., Bd. 87, 1901.

Rothert, W. Beobachtungen und Betrachtungen über taktische Reizerscheinungen. Flora, Bd. 88, 1901.

Towle, Eliz. A study in the heliotropism of *Cypridopsis.* Amer. Journ. of Physiol., Bd. III, 1900.

Ein paar Bemerkungen über die Zellkerne und die Granula experimenteller Carcinome wie auch über Abstrichpräparate aus diesen Tumoren.

Von K. A. Heiberg.

Aus dem kgl. Frederiks Hospital (Kopenhagen), Abt. A. (Direktor: Prof. Chr. Gram.)

Es ist eine häufig erscheinende und längst bekannte morphologische Eigentümlichkeit der Kerne des Krebsgewebes, dass sie die Gewebskerne, deren Nachbildung sie wahrscheinlich sind, an Größe übertreffen[1]).

Was das Jensen'sche Mäusecarcinom betrifft, stellt sich die Sache so, dass die Kerne einem großen Typus angehören, größer sind als in mehreren anderen untersuchten Mäusetumoren.

Wegen der etwas variierenden und langgestreckten Form der Kerne und wegen der verschiedenen Weise, wie sie getroffen werden, erhält man durch Messung einer willkürlich gewählten Anzahl (hier 50) eine sehr unregelmäßige Verteilung, z. B. bei folgenden drei:

	Messstriche:											
6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
	μ:											
$4^1/_2$	$5^1/_4$	6	$6^3/_4$	$7^1/_2$	$8^1/_4$	9	$9^3/_4$	$10^1/_2$	$11^1/_4$	12	$12^3/_4$	$13^1/_2$
	1	3	6	9	8	7	4	6	3	1	1	1
1	2	7	3	7	9	8	4	2	5	2	—	—
	3	9	7	12	12	5	—	1	1	—	—	—

Zum Vergleich mag dienen, dass die Kerne in der Epidermis von Mäusen 6—7 (5—8) μ, in den Talgdrüsen der Haut (5—) 6—7 μ, im Mammagewebe 5—6 (—7) μ messen.

Das Chromatin der Mitosen misst bei beginnender Protoplasmateilung von Seite zu Seite 6 bis (meistens) 8 μ; die Breite der Zelle beträgt in demselben Stadium an den stärksten Stellen 10—11 μ, die Länge der ganzen Zelle ca. 18 μ.

Nachdem man nun (im ganzen 20) Mäuse ausschließlich mit Glykose (und Wasser), oder ausschließlich mit gekochtem Fleisch oder gekochtem Brissel (und Wasser) gefüttert hatte und darauf das Verhalten der Kerne in Schnittpräparaten untersuchte, bemerkte man zwar keinen Unterschied weder des Volumens noch der Länge, welche letztere so groß war, dass es gelang, sie mittelst mehrerer angestellten Messungen wahrscheinlich zu machen, — es ließ sich

1) Vgl. K. A. Heiberg: Sitzungsber. d. biolog. Gesellsch. in Kopenhagen 1907—1908 (Skand. Arch. f. Physiol. Bd. 21, 1908, S. 280f.). — K. A. Heiberg: Über die Erklärung einer Verschiedenheit der Krebszellen von anderen Zellen (Nord. med. Arch. 1908, II. Abt., Nr. 4, S. 1—20).

aber doch nicht bestreiten, dass die Kerne durch die erstgenannte Fütterungsart ein ein wenig geringeres Volumen erhalten zu haben schienen. Es ist möglich, dass bei den mit Zucker gefütterten Mäusen die zentralen Teile des Tumors sich in stärkerem Zerfall befanden, mit Sicherheit ließ dies sich aber wegen der bekannten großen individuellen Variation nicht feststellen. 4 Tage lang ertrugen die Tumormäuse gewöhnlich sehr gut die Brisselfütterung, wenigstens 7 Tage lang die Glykosefütterung.

Zur Untersuchung kamen auch „Trockenpräparate“ in Anwendung, die durch das Abdrücken von Tumorschnittflächen gegen Objektträger dargestellt wurden — mithin nicht ganz, was man sonst unter „Abstrichpräparaten“ versteht —, und die man darauf an der Luft trocknete, fixierte und in verschiedener Weise färbte.

Die besten Bilder schien teils die Romanowsky-Giemsa-Färbung, teils z. B. nach Fixierung in Pikrinsäure Hansen's Eisenhämateïn zu geben, indem diese beiden Methoden sich gegenseitig ergänzen; erstere bringt die dichteren Partien des Protoplasmas hübsch zum

Fig. 1. Fig. 2. Fig. 3. Fig. 4.

Vorschein, letztere hebt die Begrenzung sicherer hervor, indem sich in diesen „Trockenpräparaten“ auch sehr intim verbundene Kerne finden können, was übrigens Bildern entspricht, die auch in Schnittpräparaten vorkommen.

Die „Granula“ des Protoplasmas traten vielleicht am schärfsten in Präparaten aus brisselgefütterten Tumormäusen hervor; es schien gleichsam 2 Typen zu geben, kleinere Granula (ca. $^3/_4$ μ), die sich sehr scharf gegen die Umgebungen abzeichneten, und größere Granula ($1^1/_2$—2 μ oder noch mehr — ganz bis 4 μ), die in der Regel weniger scharf konturiert waren. Die Anzahl betrug oft gegen ein Dutzend; nie fanden sich beide Typen zugleich in derselben Zelle.

Sehr häufig befindet der Kern sich nicht mehr im Protoplasma, sondern ist bei der Darstellung des Präparates herausgerissen worden.

Alles in allem muss hervorgehoben werden, in wie hohem Grade der Jensen'sche Tumor sich zur Darstellung von Abstrichpräparaten eignet, indem die Konsistenz dieses Gewebes dasselbe besonders befähigt, mittelst dieses Verfahrens seine Elemente abzugeben.

Jensen[2]) gab eine sehr ausführliche Erörterung der in dem beschriebenen Mäusecarcinom vorkommenden „Zelleinschlüsse“ und

2) Hospitalstidende 1903 (Centralbl. f. Bakt., Parasitenk. u. Infektionskrankh., I. Abt., Bd. 34, 1903: Experimentelle Untersuchungen über Krebs bei Mäusen).

Körperchen anderer Natur; zum Studium der tinktoriellen und strukturellen Verhältnisse derselben ist das obengenannte Verfahren sehr wohl geeignet, wenngleich es große Geduld erfordert.

Burkhardt[3]) hat die Altmann'schen Granula menschlicher Tumoren dargestellt; auch beim Mäusekrebs lassen sich derartige Präparate darstellen; das Protoplasma, das bei dieser Technik nur als ein schmaler Saum zwischen den Kernen erscheint, kann ganz mit Granula angefüllt sein.

Zur Biologie der Gattung Mindarus Koch.

Von Prof. Dr. O. Nüsslin (Karlsruhe).

Mit 12 Abbildungen.

2.[1]) Die systematische Stellung der Gattung *Mindarus*.

Nachdem zuerst C. Börner[2]) für die Chermiden Klage erhoben hatte, dass mit der Vertiefung der biologischen Forschungen das rein systematische Studium vernachlässigt und „die Biologie zur Herrin der Systematik und Phylogenie wurde", gibt neuestens auch Alb. Tullgren[3]) demselben Gedanken für die Blattläuse überhaupt Ausdruck: es müsse die morphologisch-systematische Untersuchung vorausgehen. Seine Bearbeitung der Pemphiginen sei „ein Versuch, die systematischen Fragen klarzulegen".

Es wird darin die im Anschluss an Mordwilko[4]) aufgefasste Unterfamilie der *Pemphiginae* in sechs Triben geteilt, und als einen dieser Tribus („*Mindarina*") stellt sich jetzt die frühere Schizoneuridengattung *Mindarus* dar, während noch Mordwilko nur vier Pemphiginengruppen unterschieden, und im Gegensatz zu Tullgren die Gattung *Mindarus* wie früher in der Gruppe der *Schizoneurina* untergebracht hatte.

Mordwilko hatte sich noch nicht vollständig von der Wertschätzung der Merkmale, die in der Verzweigung der sogen. dritten Schrägader des Vorderflügels gelegen sind, befreit, er trennt die Gruppe der *Schizoneurina* mit gegabelter dritter Schrägader von der Gruppe der *Pemphigina* mit einfacher dritter Schrägader. Tull-

---

3) Das Verhalten der Altmann'schen Granula in Zellen maligner Tumoren und ihre Bedeutung für die Geschwulstlehre. Arch. f. klin. Chir. Bd. 65, 1902.

1) Vgl. 1. Die Eiablage und das Auskommen der Fundatrix aus dem Winterei. Biol. Centralbl. Bd. XX, Nr. 14, 15, 1900.

2) Systematik und Biologie der Chermiden. Zool. Anz. Bd. XXXII, Nr. 14, 1907.

3) Aphidologische Studien. Arkiv för Zoologie Bd. 5, Nr. 14, 1909.

4) Tableaux pour servir à la détermination des groupes et des genres des Aphididae Passerini. In L'Annuaire de Musée Zoologique de l'Akadémie Impériale des sciences de St.-Pertersb. T. XIII, 1908.

gren hat zwar auch einen Tribus *Schizoneurina* aufgestellt, aber er fasst ihn ganz anders auf und charakterisiert ihn nach Befunden der letzten Abdomensegmente und der Drüsen, infolgedessen sogar *Tetraneura* bei Tullgren zu *Schizoneura* gestellt wird.

Das Gesagte soll genügen, einen Einblick in die Unstimmigkeit der neuesten Autoren zu geben; der Aufruhr im Gebiete der Systematik und Biologie der Pflanzenläuse wird zweifellos zunehmen in dem Maße, als sich neue Autoren diesem hochinteressanten Gebiete zuwenden.

Die Gattung *Mindarus*, die durch Tullgren zu einem Tribus gehoben wurde, wird zweifellos diese Stellung zum mindesten behaupten, und zwar auf Grund ihrer Biologie und Morphologie. Gewiss verdient die Mahnung C. Börner's, das Morphologisch-Systematische nicht zu vernachlässigen, Beachtung, und Börner selbst hat bei *Chermes* das System wesentlich gefördert.

Aber wir haben nicht die geringste Ursache, für die Aphiden den Vorsprung zu beklagen, durch den die Biologie der Systematik vorangeeilt ist. Im Gegenteil, dieser Verlauf ist gerade für die *Pemphiginae* der einzig richtige gewesen. Ohne die erstaunliche Fülle von biologischen Entdeckungen, welche wir insbesondere Mordwilko verdanken, wären systematisch-phylogenetische Betrachtungen ohne erheblichen Wert. Zuerst muss der Schluss der Kette für die zusammengehörigen Generationen einer Art, oder mit anderen Worten die gesamte Artbiologie bekannt sein, ehe wir hoffen dürfen, die natürliche Verwandtschaft der größeren Gruppen erkennen zu können.

In ersterer Hinsicht liegt noch ein großes Arbeitsfeld vor uns, ebenso bedürfen wir zur Erforschung des Zusammenhanges der Gruppen eine tiefere Kenntnis ihrer Anatomie, weil die Aphidinen und Pemphiginen eine weit größere Mannigfaltigkeit in ihrer Anatomie zeigen als die Chermesinae und Phylloxerinae.

Der Tribus: „*Mindarina*“ mit der einzigen Gattung *Mindarus* nimmt in der bisherigen Unterfamilie der *Pemphiginae* eine biologisch-morphologische Sonderstellung ein, welche nach keiner Seite hin nähere Anschlüsse zeigt, mit keiner der Gattungen „intim verwandt ist“, wie sich Tullgren S. 29 (l. c.) ausgedrückt hat.

Andererseits erscheint *Mindarus* durch die hohe Organisationsstufe der Sexualespersonen, durch die Größe und Fruchtbarkeit der amphigonen Weibchen, durch die Art der Ablage des Wintereies und durch die Fortpflanzungsbiologie den Lachninen weit näher gerückt als irgendeine der übrigen Pemphiginengattungen, so dass die Frage aufgeworfen werden muss, ob *Mindarus* nicht etwa als eine selbständige Unterfamilie zwischen Lachninen und Pemphiginen Platz zu finden hat.

Zur Diskussion über diese Frage erlangen ganz besonders eine Anzahl von Charakteren eine große Bedeutung, welche entweder ausschließlich *Mindarus* zugehören, oder aber neben *Mindarus* nur bei den Lachninen (oder Aphidinen), nicht aber bei den Pemphiginen Verbreitung finden.

Nach unseren bisherigen Kenntnissen sind zwei Merkmale bis jetzt nur für *Mindarus* bekannt geworden und bezeugen damit die Selbständigkeit dieser Gruppe: nämlich die Schutzhülle des Wintereies und die Rückbildung der Wachsdrüsen beim Übergang von der Nymphe zur Imago. Die Bildung der Schutzhülle des Latenzeies und das Auskriechen der Fundatrix ist früher das Thema einer besonderen Abhandlung[1]) des Verfassers gewesen.

Danach erzeugt das relativ große amphigone Weibchen nach dem Vollzuge der 3. Häutung auf der Ventralfläche des 5. und 6. Segmentes jederseits am Seitenrande eine große Drüse, welche relativ kurze, aber dicke und starre Wachsfäden ausscheiden, die von gleicher Länge wie über einen Kamm geschoren erscheinen. Diese brutfleckartigen ventralen Seitendrüsen sind völlige Neubildungen, nach ihrem Entstehungsorte ohne Homologa bei irgendeiner Pflanzenlaus. Die Eier von *Mindarus* mit brauner Chitinschale werden zum Schutze, wahrscheinlich gegen Feuchtigkeit, mit den Wachsfäden dieser Drüsen wie mit einer regelmäßigen Palisadenschicht bedeckt, indem die Mutter ihre Brutflecke an der klebrigen Schale ihrer Eier abreibt. Das so geschützte Latenzei hat 10—11 Monate, frei und äußerlich an die Knospen, Triebachsen und Nadeln abgelegt, den Einflüssen zu trotzen, gleich den meisten Eiern der Aphidinen und Lachninen, während das einzige Ei der Pemphiginen unter Rinde versteckt abgelegt wird und nur eine kurze Latenzdauer zu überstehen hat.

Ein zweiter für *Mindarus* typischer Charakter liegt in der Rückbildung der Wachsdrüsen beim Übergang von der Nymphe zur Imago.

Während sowohl die Fundatrix als auch die Sexuales relativ drüsenarm sind und Wachswolle fast nur am Hinterrande abscheiden, ist die geflügelte Generation bis zum 4. Stadium von vorn bis hinten mit Wachsdrüsen versehen und scheidet enorme Massen von Wachswolle aus, welche die Tiere und die Maitriebe, an denen die geflügelte Generation saugt, bedeckt. Kurz vor der letzten 4. Häutung findet aber eine Auflösung (Histiolyse) aller Wachsdrüsen statt, derart, dass an der Geflügelten nichts mehr von Drüsen nachzuweisen ist und auch die Zerfallprodukte der großen zahlreichen Drüsenzellen völlig aufgebraucht erscheinen. Die Geflügelte ist nackt und ohne Wachswolle.

In ähnlicher Weise gehen auch beim Männchen im vorletzten Häutungsstadium die Drüsen verloren.

Die geflügelte *Mindarus* wird durch den Verlust der Wachsdrüsen und Wachswolle den Lachninen ähnlicher.

Noch eine weitere Eigenart in der Biologie bringt die Gattung *Mindarus* den Lachninen näher. Die Sexuales erscheinen nicht wie bei den Pemphiginen gegen Ende der Saison, sondern wie bei manchen Lachninen (*Lachnus hyalinus* Koch und *L. piceicola* Chld.[5]) schon frühzeitig. Auch kann ein und dieselbe Mutter (Geflügelte wie Ungeflügelte) neben parthenogenetischen Weibchen auch Sexuales hervorbringen, wie solches längst von Witlaczil[6]) für *Siphonophora pelargonii* Kalt. schon festgestellt worden ist.

Bei *Mindarus abietinus* Koch beginnt das aktive Leben mit dem Säftestrom in den terminalen Regionen der Tanne. Im Jahre 1900 begann die Fundatrix nach Beobachtungen in Karlsruhe zwischen dem 21. und 24. April dem Winterei zu entschlüpfen, schon am 4. Mai zeigten sich die ersten Geflügelten, schon am 12. Mai konnten Latenz- oder Wintereier beobachtet werden. Es verliefen daher die drei Generationen Fundatrix, Sexupara und Sexuales innerhalb ca. 20 Tagen, so dass auf eine Generation durchschnittlich eine Woche kommt.

Mit der Ablage des Wintereis beginnt aber die Latenzperiode, denn das Ei bleibt bis zum folgenden Frühjahr latent liegen. Zwei Drittel Monat Aktiv-, und über 11 Monate Latenzleben, gewiss ein einzig dastehender biologischer Charakter!

Mindarus ist ein ausschließlicher Parasit des zarten „Maitriebes", am erstarkten Trieb und an den hartgewordenen Nadeln können die beiden parthenogenetischen Generationen sich nicht entwickeln. Dagegen kriechen die Junglarven der 1. Generation mit Vorliebe schon frühzeitig unter die Schuppen in die zartesten Teile der im Wachstum begriffenen Knospe. In ähnlich rascher Weise vollzieht sich das Leben der anderen Spezies *Mindarus obliquus* Chld. an *Picea alba*. Im Jahre 1900 waren am 25. Mai ebenfalls schon zahlreiche Latenzeier zu treffen.

Da jedoch nicht alle Eier und Triebe gleich frühzeitig auskommen, kann die aktive Lebensperiode der *Mindarus*-Arten individuell noch in den Mai, im Gebirge bis in den Juli fortdauern. Die beiden ersten Generationen verlangen jedoch stets eine zarte Beschaffenheit der Triebe.

Aus dem Gesagten geht hervor, dass die systematische Stellung der Gattung *Mindarus* nach unseren heutigen Kenntnissen eine ganz unsichere ist. *Mindarus* hat keine nähere Verwandtschaft zu irgendeinem Tribus der Pemphiginen i. Sinne Mordwilko's, sie lässt sich

5) Cholodkovsky, Beiträge zu einer Monographie der Koniferenläuse. II. Teil. Horae Soc. entom. Ross. t. XXXI, 1898, S. 23.

6) Witlaczil, Entwickelungsgeschichte der Aphiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 40, 1884, S. 611.

aber auch nicht den Lachninen direkt anreihen, ihre Stellung wäre zwischen den *Lachnina* Mordw. und *Pemphiginae* Mordw. anzuweisen. Mit den *Lachnina* verbindet sie auch das lineare Pterostigma.

In der Einfachheit der Fortpflanzungsbiologie, im Charakter der amphigonen Weibchen, in der Erzeugung, im Bau und in der Ablage der Latenzeier steht *Mindarus* den Lachninen näher als den Pemphiginen.

Im übrigen hat *Mindarus* in morphologischer wie auch in biologischer Hinsicht so zahlreiche besondere Charaktere, dass eine Sonderstellung als Unterfamilie *Mindarinae* gerechtfertigt erscheinen muss, wobei allerdings die beiden Unterfamilien *Aphidinae* und *Pemphiginae* Mordwilko's aufgegeben und in zahlreichere Unterfamilien aufgeteilt werden müssten.

Soweit ich es heute überblicken kann, möchte ich die nachfolgende Klassifikation in Vorschlag bringen.

Familie	*Aphidae*,
Unterfamilie	*Aphidinae*,
„	*Lachninae*,
„	*Mindarinae*,
„	*Pemphiginae*[7]),
„	*Hormaphidinae*[8]),
Familie	*Phylloxeridae*[9]).

Charakteristik der Unterfamilien.

1. Unterfamilie *Aphidinae:*

3. Schrägader der Vorderflügel doppelt gegabelt (außer *Toxoptera*). Erwachsenes flügelloses Weibchen mit mehr als drei Korneallinsen.

Männchen geflügelt, amphigones Weibchen relativ groß, Sexuales mit Rüssel, mehr als ein Winterei. Ohne Wachsdrüsen und Wollfäden.

Erwachsenes Weibchen mit sechsgliedrigen Fühlern (außer *Cerosipha*).

Letztes Fühlerglied distal von der Riechgrube mit langem fadenartigen oder borstenförmigen Fortsatz, Honigröhrchen meist lang, Schwänzchen meist vorhanden. Pterostigma trapezoid.

7) Die Unterfamilie der Pemphiginae in unserem Sinne umfasst den Rest, der nach Ausscheidung der *Mindarinae* und *Hormaphidinae* von der gleichnamigen Unterfamilie im Sinne Mordwilko's geblieben ist. Ob diese Unterfamilie nicht noch weiterhin aufzuteilen ist, lässt sich nach den recht verschiedenen Auffassungen Mordwilko's und Tullgren's heute noch nicht beantworten.

8) Die Sonderstellung der *Hormaphidinae* als Unterfamilie hatte schon Börner in seiner Monographie der Chermiden Fußn. 2, S. 282 angeregt.

9) Mordwilko hatte in seinen „Tableaux" die Afterblattläuse als Unterfamilie *Phylloxerinae* den *Aphidinae* und *Pemphiginae* systematisch ebenbürtig gegenübergestellt, sicherlich ein Rückschritt gegenüber Dreyfus und Börner.

2. Unterfamilie *Lachninae*[10]):

3. Schrägader der Vorderflügel doppelt gegabelt (außer *Trama* und *Schizolachnus*). Erwachsenes flügelloses Weibchen mit mehr als drei Korneallinsen (außer *Trama*). Männchen meist geflügelt, amphigones Weibchen relativ groß, Sexuales mit Rüssel (außer *Stomaphis*-Männchen), mehr als ein Winterei. Ohne Wachsdrüsen und Wachswolle (außer *Phyllaphis*). Erwachsenes Weibchen mit sechsgliedrigen Fühlern (außer *Sipha*), letztes Fühlerglied distal von der Riechgrube mit kurzem kegelförmigem Endstück. „Honigröhrchen" warzenförmig. Schwänzchen fehlt meist. Pterostigma meist linear.

3. Unterfamilie *Mindarinae (mihi):*

3. Schrägader der Vorderflügel einfach gegabelt, erwachsenes flügelloses Weibchen mit dreilinsigem Larvenauge.

Männchen ungeflügelt klein, mit Rüssel und geradem (vereinfachtem) Darm, amphigones Weibchen relativ groß, mit normalem Darmtrakt, mehrere Wintereier mit Wachswolle-Schutzschicht. Mit wohlentwickelten Wachsdrüsen und Wollausscheidungen, besonders bei der Nymphe, die sich bei der Häutung zur Imago völlig rückbilden. Erwachsenes Weibchen mit sechsgliedrigen Fühlern, die jüngsten Stadien stets mit fünfgliedrigen Fühlern, letztes Fühlerglied wie bei den Lachninen. „Honigröhrchen" warzenförmig, Schwänzchen vorhanden. 8. Ventralplatte senkrecht gestellt. Pterostigma linear.

---

10) Die Teilung der Unterfamilie der *Aphidinae* Mordw. in die drei Gruppen der *Aphidina, Callipterina* und *Lachnina* in Mordwilko's „Tableaux" ist auch als Provisorium ohne besonderen Vorteil, weil die Gruppe der *Callipterina* allzu heterogene Gattungen umschließt und deshalb durch keinerlei durchgreifende Merkmale zu diagnostizieren ist. Weder Merkmale, die sich auf das Schwänzchen beziehen, noch solche für das letzte Fühlerglied, noch solche der „Saftröhrchen" sind für alle *Callipterina* übereinstimmend gültig. Gewiss wird diese Gruppe bei besserer Kenntnis der Biologie und Morphologie in eine größere Zahl von Triben, vielleicht selbst von Unterfamilien zerlegt werden müssen. So steht z. B. die Gattung *Phyllaphis* heute ganz isoliert unter allen Lachninen und Aphidinen, nur die doppelte Gabelung der 3. Schrägader stellt sie zu ihnen, durch die Wachsdrüsen und Wollausscheidung sind sie an die *Pemphiginae* angeschlossen. Ebenso stehen die Gattungen *Bradyaphis* und *Sipha* fremd den Gattungen *Pterocallis, Myzocallis* u. a. gegenüber, die doch viel besser unter den *Aphidina* untergebracht worden wären, wie andererseits *Dryobius* u. a. ohne Bedenken an die *Lachnina* anzureihen wären. Es ist daher besser, nach altem Brauch durch die bekannten Charaktere des letzten Fühlergliedes die *Callipterina* zu scheiden und ihre Gattungen auf die beiden Unterfamilien *Aphidinae* und *Lachninae* zu verteilen.

Die von uns unterschiedenen fünf Unterfamilien der Familie der *Aphidae* repräsentieren ein systematisches Provisorium, welches nur mit Rücksicht auf die mutmaßliche Stellung der Gattung *Mindarus* veranlasst wurde. Die Zahl der Unterfamilien wird später zweifellos vermehrt werden, insbesondere infolge einer Verbesserung unserer Kenntnisse in bezug auf die Sexualesgeneration und die Erzeugung und Beschaffenheit der Wintereier.

4. Unterfamilie *Pemphiginae* Mordw. (nach Loslösung von *Mindarus* und *Hormaphis*):

3. Schrägader der Vorderflügel einfach gegabelt oder ungegabelt. Erwachsenes flügelloses Weibchen mit dreilinsigem Larvenauge. Männchen ungeflügelt zwerghaft, amphigones Weibchen zwerghaft, Sexuales ohne Rüssel, erwachsen ohne Darmlumen, nur ein Winterei. Wachsdrüsen und Wachswolle vorherrschend, erwachsenes Weibchen mit fünf- oder sechsgliedrigen Fühlern, jüngste Larven mit viergliedrigen Fühlern, letztes Fühlerglied distal von der Riechgrube mit kurzem stumpfem Ende, „Honigröhrchen" warzenförmig, meist rückgebildet. Schwänzchen vorhanden (*Vacuna*, *Prociphilus*), oder fehlend. Pterostigma trapezoid.

5. Unterfamilie *Hormaphidinae* C.B.:

3. Schrägader der Vorderflügel ungegabelt. Erwachsenes flügelloses Weibchen mit dreilinsigem Larvenauge. Sexuales ungeflügelt, zwerghaft, aber mit Rüssel, nur ein Winterei. — Eigenartige Wachsabsonderungen, bei der Larve der Exsulans in Form von Wachsschildern (Aleurodes-ähnlich). Erwachsenes Weibchen mit fünfgliedrigen Fühlern, Larven mit drei(4?)gliedrigen Fühlern. Letztes Fühlerglied distal von der Riechgrube mit kurzem kegelförmigem Ende. „Honigröhren" warzenartig. Schwänzchen deutlich, 8. Ventralplatte breit zweilappig. Pterostigma trapezoid.

3. Die Artendifferenzierung der Gattung *Mindarus*.

Bis jetzt sind nur zwei Arten dieser Gattung unterschieden worden: *Mindarus abietinus* Koch (1857)[11]) und *M. obliquus* Chld. (1896)[12]).

Beide Arten leben relativ monophag auf Nadelholz, *abietinus* auf der mitteleuropäischen Weißtanne, auf Nordmannstanne, Balsamtanne, auf *Abies concolor* und *sibirica; obliquus* auf der nordamerikanischen Weißfichte (*Picea alba*). Trotzdem ist *Mindarus* in Nordamerika unbekannt, wie gelegentliche Erkundigungen bei Spezialisten ergeben haben.

M. abietinus ist sowohl im Norden (in Russland, Schweden) als auch in Italien, sowie im Westen (Belgien), ganz besonders aber in Mitteleuropa gefunden worden. *M. obliquus* ist eine Seltenheit, die bisher nur bei Narva von Cholodkovsky und vom Verfasser in Karlsruhe gefunden worden ist.

Die beiden Arten sind trotz ihrer nahen Gattungsverwandtschaft durch mehrere Merkmale voneinander geschieden, welche zum Teil ein mehr als bloß systematisches Interesse verdienen, indem die

11) Koch, Ch. Die Pflanzenläuse. Aphiden. Nürnberg 1857.
12) Cholodkovsky, N. Zool. Anz. 1896, p. 257.

Unterschiede in den Charakter der einzelnen Generationen der Heterogonie eingreifen.

Bei *abietinus* ist die Heterogonie in der Regel scharf aus den drei Generationen: ungeflügelte Fundatrix, geflügelte Sexupara und Sexuales zusammengesetzt, bei *obliquus* scheint es Regel zu sein, dass außer der Fundatrix und der geflügelten Sexupara noch eine Generationszwischenform, welche wohl als verkümmerte Geflügelte aufzufassen ist, hinzutritt, und zwar gegen Ende des Auftretens der Geflügelten. Wir werden über diese Generationszwischenform eingehender berichten, nachdem wir die Differentialdiagnose der beiden Arten für die normalen Generationen besprochen haben. Die letztere wird am besten für die Fliege und für die erwachsenen Ungeflügelten getrennt behandelt, da die letzteren, auch die erwachsene Nymphe, gemeinsame Unterschiede miteinander teilen.

A. Differentialdiagnose für die erwachsenen Ungeflügelten von *M. abietinus* und *M. obliquus*.

a) *M. abietinus* ist größer als *M. obliquus*.

Die	Fundatrix	von	*abietinus*	ca.	1,9	mm	lang;	von	*obliquus*	ca.	1,6	mm lang
„	Nymphe	„	„	„	2	„	„	„	„	„	1,7	„ „
Das	amphigone ♀	„	„	„	1,2	„	„	„	„	„	1,0	„ „
„	„ ♂	„	„	„	0,6	„	„	„	„	„	0,4	„ „

b) *M. abietinus* hat relativ längere Fühler, insbesondere ein längeres 3. und 4. Fühlerglied als *M. obliquus*.

Bei	der	Fundatrix	von	*abietinus*	misst	das	3.	Glied	28 %	der	Gesamtfühlerlänge
„	„	„	„	„	„	„	4.	„	15	„	„	„
„	„	„	„	*obliquus*	„	„	3.	„	26	„	„	„
„	„	„	„	„	„	„	4.	„	11	„	„	„
„	„	Nymphe	„	*abietinus*	„	„	3.	„	34	„	„	„
„	„	„	„	„	„	„	4.	„	17	„	„	„
„	„	„	„	*obliquus*	„	„	3.	„	30	„	„	„
„	„	„	„	„	„	„	4.	„	11	„	„	„
„	dem	amphigonen ♀	„	*abietinus*	„	„	3.	„	26	„	„	„
„	„	„ ♀	„	„	„	„	4.	„	12	„	„	„
„	„	„ ♀	„	*obliquus*	„	„	3.	„	20	„	„	„
„	„	„ ♀	„	„	„	„	4.	„	10	„	„	„
„	„	„ ♂	„	*abietinus*	„	„	3.	„	24	„	„	„
„	„	„ ♂	„	*obliquus*	„	„	3.	„	17	„	„	„

c) *M. abietinus* zeigt in bezug auf die Entwickelung der Wachsdrüsen eine geringere Entwickelung als *M. obliquus*.

α) Fundatrix.

Bei *M. abietinus* fehlen marginale Wachsdrüsen an Mittel- und Hinterbrust,

bei *M. obliquus* sind marginale Wachsdrüsen an Mittel- und Hinterbrust vorhanden,

bei *M. abietinus* bleiben die Marginaldrüsen noch am 5. Hinterleibssegment sehr klein oder fehlen, bei *obliquus* ist das

5. Drüsenpaar fast so stark entwickelt wie die Drüsen am 6. und 7. Segment, die auch bei *abietinus* kräftig ausgebildet erscheinen.

b) Nymphe.

Obgleich die Nymphen beider Arten am Abdomen wohlentwickelte Drüsen besitzen, ist doch ein deutlicher Unterschied darin gelegen, dass bei *abietinus* die 5. Marginaldrüse viel kleiner als die 6. und 7. ist, während bei *obliquus* der Unterschied der Größe der 5. und 6. oder 7. Marginaldrüse nur unbedeutend erscheint.

c) Amphigones Weibchen.

Bei *M. abietinus* finden sich am 6. Segment sehr kleine, am 7. Segment kleine, bei *obliquus* am 6. und 7. Segment mittelgroße Marginaldrüsen. Bei *abietinus* fehlen die Pleuraldrüsen an allen Segmenten, bei *obliquus* sind solche am 5., 6. und 7. Segment vorhanden.

Die größere Fruchtbarkeit des *abietinus*-Weibchens äußert sich am deutlichsten im Abstand der Hinterhüften. Hier ist das Verhältnis dieses Abstandes zum Abstand der Vorderhüften wie 25 : 10, bei *obliquus* wie 16 : 10.

B. Differentialdiagnose für die Fliegen.

a) *M. abietinus* ist größer, ca. 1,5—2,7 mm lang, *M. obliquus* ca. 1—1,5 mm lang.

M. abietinus ist fruchtbarer, erzeugt 18—40 Junge, *M. obliquus* nur 2—8 Nachkommen.

b) *M. abietinus* hat am 3. Fühlerglied 12—19 Riechgruben (nur einmal und nur einseitig nur 11), *M. obliquus* 7—12 (nur einmal 13). Dagegen erscheint die Länge des 3. Gliedes bei beiden Arten nicht wesentlich verschieden, sie schwankt zwischen 30—35% der Gesamtfühlerlänge. Als wichtiger Unterschied erscheint die Zahl der Riechgruben am 4. Fühlerglied; *M. abietinus* trägt nur eine Riechgrube am distalen Ende, *M. obliquus* dagegen zwei, selten drei (nur einmal und nur einseitig war nur eine Riechgrube entwickelt).

Die Drüsen fehlen im Stadium der Fliege bei beiden Arten.

Cholodkovsky hatte bei der Entdeckung von *M. obliquus* „bei der Mehrzahl" der Fliegen eine Asymmetrie des Flügelgeäders gefunden, und zwar einseitig eine einfache Gabelung der 3. Schrägader, auf dem anderen Flügel den einen oder beide Gabeläste der 3. Schrägader nochmals terminal gegabelt und mit Rücksicht auf diese Asymmetrie der Art den Namen *„obliqua"* (*Schizoneura*) gegeben. Auch ich habe solche Anomalien sekundärer Gabelung gesehen, aber auch bei *M. abietinus*, sie stellen jedoch Ausnahmen dar und können nicht für die Artdiagnose ver-

wertet werden. Dagegen möchte ich sie als Atavismen auffassen und zugunsten meiner obigen Auffassung der *Mindarinae* als Verwandte der *Lachninae* verwerten.

Auch in der Färbung lassen sich Unterschiede feststellen, obwohl die Färbung beider Arten großen Schwankungen ausgesetzt ist.

Frisch gehäutete Tiere sind gelblichweiß oder blassgrün, oft von den jungen Maitriebteilen schwer zu unterscheiden, bald nach der Häutung dunklen sie, können aber durch Ausscheidung eines weißlichen Wachsreifes wieder heller werden. Andererseits können quere dunkle Pigmentflecken entstehen, die bei der erwachsenen Fundatrix, gelegentlich auch beim amphigonen Weibchen, unterbrochen strichweise quergerichtet sind und dunkle olivenbräunliche Töne erzeugen. Die Geflügelte hat später fünf breite schwarzgraue Querbänder, Kopf und Metathorax werden schwarz, der Prothorax hat auf gelbgrünem Grunde zwei, der Mesothorax drei graue Flecken. Die *obliquus*-Fliege ist meist undeutlicher gefleckt und heller, mehr gelblichgrün, während *abietinus* dunkelgrün wird.

Das Männchen ist bei beiden Arten hell spangrün und von dem graugrünen bis braungrünen Weibchen leicht zu unterscheiden.

M. obliquus übertrifft *abietinus* in der Intensität der Produktion von Wachswolle. Die graugrünen Maitriebe von *Picea alba* erscheinen Ende Mai und Anfang Juni in bläulichweiße Wolle eingehüllt und fallen bei starkem Besatz schon von Ferne auf, dagegen ist hier die Nachwirkung auf die Pflanze äußerst gering. Nach einigen Regengüssen ist jede Spur der Laus verwischt, die Nadeln selbst werden nicht deformiert.

Bei *M. abietinus* dagegen ist die Wachswolleausscheidung nie so umfangreich. Um so auffälliger kann die Nachwirkung sein, indem die Nadeln des Maitriebs verkrümmt, die helle Seite nach oben gekehrt und die Endtriebe statt dunkelgrün blaugrau werden können. In manchen Jahren sehen die Tannen von oben bis unten wie erfroren aus, indem die Maitriebe durch das Saugen der Läuse zum Absterben[13]) gebracht werden.

In Vorstehendem ist zur Genüge ausgeführt worden, dass *abietinus* und *obliquus* zwei gut getrennte Arten sind, nicht synonym, wie Tullgren (l. c. S. 59) auf Grund der unzulänglichen Diagnose Cholodkovsky's neuestens vermutet hatte. Sie lassen sich in allen Generationen unterscheiden.

Von besonderem Interesse erscheint es, dass *M. obliquus* in vieler Hinsicht einen unbeständigen Charakter trägt und eine Spezies darstellt, die deutliche Degenerationssymptome aufweist. Vor allem ist die geflügelte Generation in Degeneration begriffen. Dies äußert sich nicht nur in der Unbeständig-

13) Nüsslin, Allgem. Forst- und Jagdzeitung 1899 und 1904.

keit des Flügelgeäders, in dessen Neigung zur Asymmetrie, in der geringen Fruchtbarkeit (in der Regel erzeugt die Fliege nur etwa vier Nachkommen gegen ca. 30 bei *abietinus*), sondern ganz besonders im Auftreten von Zwischenformen zwischen der Ungeflügelten (Fundatrix) und der Fliege, und in der tatsächlichen Rückbildung der schon angelegten Flügel und Flügelmuskeln im Verlaufe bereits vorgerückter Nymphenstadien. Im 3., ja selbst im 4. Stadium, nachdem schon die Flügelstummeln äußerlich als taschenartige Fortsätze aufgetreten sind, kann der Prozess der Rückbildung durch Histiolyse der Zellen der Flügelanlagen und der schon gebildeten Muskeln vor sich gehen.

Die Zwischenformen zwischen der fundatrixähnlichen Ungeflügelten und der Fliege sind so häufig, die Fliegen selbst kommen so spärlich zur Entwickelung, dass es denkbar erscheinen muss, dass die geflügelte Form im Laufe der Phylogenese vollständig aus dem Generationenzyklus von *M. obliquus* verschwindet.

4. Die Zwischenform zwischen der Fundatrix und der Fliege bei *Mindarus obliquus*.

Die typische Zwischenform (Fig. 1) zeigt die nachfolgenden Merkmale. Meso- und Metathorax sind stärker entwickelt, insbesondere länger, der Mesothorax auch breiter als bei der Fundatrix (Fig. 2), sie entbehren beide der Wachsdrüsen, welche die Fundatrix von *obliquus*, nicht aber diejenige von *abietinus*, besitzt. Die übrigen Wachsdrüsen sind bei der Zwischenform durchweg größer als bei der Fundatrix und erinnern an das Verhalten der Nymphe. Auch gehen bei der Zwischenform ähnlich wie bei der Nymphe die Pleuraldrüsen weiter nach vorn, in Fig. 1 lässt sich rechts eine Pleuraldrüse noch bis zum 2. Segment erkennen, während die Fundatrix Pleuraldrüsen nur am 5., 6. und 7. Segment zeigt.

Ganz besonders ist die Zwischenform durch die Komplexaugen und durch die Sehlappen des Gehirns ausgezeichnet und von der Fundatrix unterschieden. Beide Organe erreichen jedoch niemals die Ausdehnung und Gestaltung wie bei der Nymphe. Die Komplexaugen bestehen zwar aus zahlreichen Fazetten mit Korneallinsen, sind jedoch niemals so in die Länge gezogen wie bei der Nymphe; korrespondierend damit sind auch die Sehlappen des Gehirns mehr in die Quere entwickelt und lassen das Gehirn der Zwischenform zwar sehr breit, aber relativ kurz erscheinen. Augen und Gehirn der Zwischenform tragen danach einen deutlich intermediären Charakter, der zwischen den Vorkommnissen bei Fundatrix und Nymphe die Mitte hält.

Die Zwischenform unterscheidet sich von der Nymphe noch ganz besonders durch das Fehlen von Flügelanlagen und Muskeln, welch letztere bei einer entwickelten Nymphe von der Ausbildung

der Zwischenform der Fig. 1 schon angelegt sind. Die Tiere der Fig. 1 und 2 sind nicht nur völlig ausgewachsen, sondern haben auch alle ihre Nachkommen geboren, wie an den eingeschrumpften Enden der sekundären Eileiter zu erkennen ist.

Sehr bemerkenswert ist es nun, dass die Zwischenform in bezug auf die Entwickelung der Komplexaugen und des Gehirns innerhalb erheblicher Grenzen bald gegen die Fundatrix, bald gegen die Nymphe hin schwankt. Es gibt Individuen, welche sich kaum von der Fundatrix unterscheiden, wenn nicht das Fehlen der Drüsen an Mittel- und Hinterbrust und die größeren Dimensionen dieser beiden Körperteile auf den Unterschied von den Fundatrix hinweisen würden. Dann gibt es Formen, welche nur einseitig ein kleines

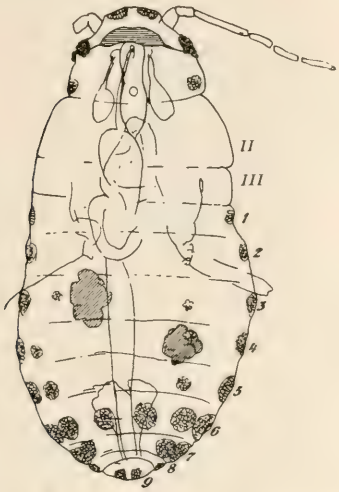


Fig. 1. *Mindarus obliquus* Generationen-„Zwischenform" zwischen Fundatrix und Nymphe. 35 : 1.

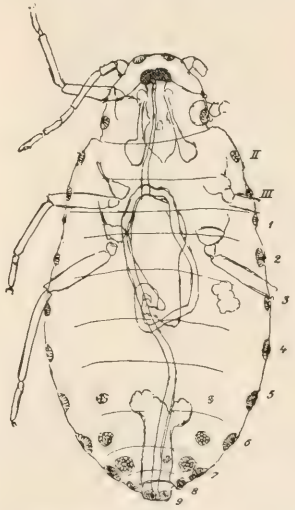


Fig. 2. *Mindarus obliquus* Fundatrix. 35 : 1.

Komplexauge (Fig. 3), dementsprechend auch nur auf dieser Seite eine Anschwellung der Sehlappen zeigen, oder die Komplexaugen sind ebenso wie die Sehlappen beiderseits, jedoch minimal, und erstere kleiner als die Larvenaugen zur Ausbildung gelangt (Fig. 4), oder die Komplexaugen haben die Größe oder übertreffen um weniges die Larvenaugen, korrespondierend damit ist das Gehirn entsprechend gewachsen (Fig. 5). Diese letztere Figur zeigt wieder eine leichte Asymmetrie. In Fig. 1 ist das Komplexauge bedeutend größer und fazettenreicher als das Larvenauge und die Sehlappen sind entsprechend in die Quere entwickelt.

Von Wichtigkeit ist weiterhin der Unterschied in bezug auf das Entwickelungsstadium, in welchem der Prozess der Ausbildung zur „Zwischenform" anhebt. Da die „Zwischenformen" als rück-

gebildete Nymphen aufzufassen sind, tragen sie von Anfang an keine Marginaldrüsen an Mittel- und Hinterbrust, daran und andererseits am Fehlen der Epithelverdickung, welche die Anlage der Flügel bei der normalen Nymphe vom 2. Stadium, bezw. zum Teil schon vom Ende des 1. Stadiums an charakterisieren, lassen sich in der Tat „Zwischenformen" nachweisen, die schon im 2. Stadium der geflügelten Generation auftreten. Andere sind erst im 3. Stadium erkennbar.

Andererseits steht es aber außer Zweifel, dass die Umbildung erst sehr spät beginnen kann. So zeigt die Fig. 6 den Fall, in welchem schon die Flügelstummeln äußerlich hervorzutreten begonnen hatten, auch schon Scheitelaugen angelegt waren, wo also die Umbildung zur „Zwischenform" in einem vorgerückten Zeit-

Fig. 3. *Mindarus obliquus* „Zwischenform", fundatrixähnlich, unsymmetrisch, links ohne Komplexauge. 90 : 1.

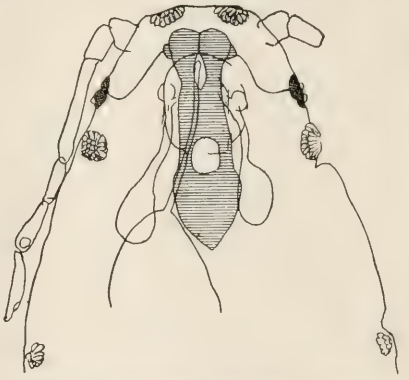


Fig. 4. *Mindarus obliquus* „Zwischenform", Komplexauge kleiner als Larvenauge. 90 : 1.

punkt des 4. Stadiums begonnen haben musste. Die Komplexaugen und die Sehlappen des Gehirns sind bei dem Individuum der Fig. 6 schon so mächtig entwickelt, dass die Sehnerven nur noch sehr kurz erscheinen.

Bei einem anderen Individuum war die Nymphe fast zur 4. Häutung gelangt. Die Flügelstummeln hatten ihre größte Länge erreicht, die Flügelmuskeln in Meso- und Metathorax waren schon entwickelt, die Komplexaugen so groß, dass sie die Scheitelaugen und die Sehlappen des Gehirns direkt berührten.

Der Beweis für die Umbildung zu einer Zwischenform war in diesem letzteren Fall nur aus der einseitigen Histiolyse einzelner Flügelmuskeln und der Gewebsmassen der Flügelanlagen zu erbringen. Das betreffende Individuum hatte noch acht Junge von teilweise zurückgebliebenem Reifungsstadium im Leib.

Dieser Fall, wie auch derjenige der Fig. 6, machen es höchst wahrscheinlich, dass Nährstoffe zur Reifung der Nachkommen

auf dem Wege der Histiolyse, der Einschmelzung schon gebildeter Organanlagen, die entbehrlich erschienen, flüssig gemacht werden mussten. Tritt doch auch normal bei der Gattung *Mindarus* beim Übergang von der Nymphe zur Imago kurz vor der letzten Häutung ein gewaltiger Einschmelzungsprozess in Form der Histiolyse der mächtigen Wachsdrüsen in Erscheinung, der Stoffmassen frei macht, welche bei der Geflügelten restlos verbraucht erscheinen.

Bei *M. obliquus* machen die histiolytischen Prozesse, welche in späteren Stadien der Nymphe auftreten, einen pathologischen Eindruck. Aber auch der Charakter der in früheren Stadien sich

Fig. 5.

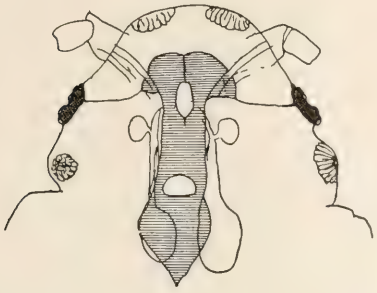


Fig. 5. *Mindarus obliquus* „Zwischenform", Komplexauge von gleicher Größe wie das Larvenauge. 90 : 1.

Fig. 6.

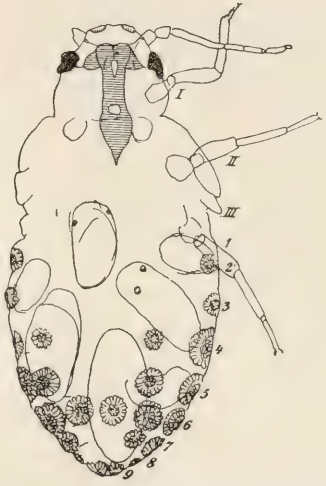


Fig. 6. *Mindarus obliquus* Nymphe in der Rückbildung der Flügelanlagen begriffen. 35 : 1.

umbildenden Zwischenformen kann durch das Schwanken in der Ausbildung, sowie durch häufige Asymmetrien pathologische Züge nicht verleugnen.

Die Zurückverlegung der Ausbildung der „Zwischenform" in frühere Häutungsstadien zeigt uns den Werdeprozess, durch welchen abnorme Einzelfälle, die gelegentlichen Bedürfnissen zu entsprechen scheinen, zur Norm sich auszubilden bestreben, eine Tendenz, welche einerseits durch ein dauerndes Bedürfnis, andererseits durch begünstigende Verhältnisse, unter denen *M. obliquus* zu leben scheint, zur Erfüllung gelangt.

Vielleicht liegen die begünstigenden Verhältnisse, welche bei *M. obliquus* zur Umbildung der Geflügelten in eine flügellose Sexupara führen, in dem Fehlen der Gelegenheit, durch Flüge von Baum zu Baum die Erhaltung und Verbreitung der Art zu sichern, lebt doch *M. obliquus* ausschließlich auf der nordamerikanischen Weißfichte, welche bei uns nur vereinzelt gepflanzt wird.

Die Tendenz zur Sesshaftigkeit, zum Verbleiben an dem Baum der Entstehung kann für die Arterhaltung bei uns günstiger sein als der Flug in die Ferne. Das sporadische Auftreten der Art und das im Vergleich zu *M. abietinus* höchst spärliche Auftreten der Geflügelten sind Folgeerscheinungen des Vorkommens der Art an einem fremdländischen Pflanzenwirte und der Tendenz zur Umbildung zu flügellosen Sexuparen. Zugleich sind das Auftreten der Anomalien im Flügelgeäder und die geringe Größe und geringe Fruchtbarkeit der *obliquus*-Fliege aller Wahrscheinlichkeit nach Symptome und Begleiterscheinungen der in Rückbildung begriffenen geflügelten Form.

Da auch bei *M. abietinus* „Zwischenformen" als gelegentliche Ausnahmen vorkommen, ist die Potenz hierzu ein Gattungscharakter. Dass dieser bei *M. obliquus* in solchem Umfang auftritt, dass er ein normales Kennzeichen der Art bildet, kann uns nach Obigem nicht befremden. Das Selektionsprinzip tritt hier zweifellos in Aktion. Die *obliquus*-Fliegen, welche das Weite suchen, werden meistens nicht zur Fortpflanzung, d. h. zur erfolgreichen Absetzung ihrer Sexuales-Nachkommen gelangen, weil *Picea alba* nur ganz vereinzelt vorkommt. Umgekehrt werden die gelegentlichen flügellosen Varianten der Sexuparen, welche am Baum ihrer Geburt bleiben, ihre Nachkommen, und zuletzt die Dauereier an richtigen Orten absetzen und ihre Art so lange erhalten, als das Leben der *Picea alba* währt. Eine engere Sesshaftigkeit, die allein durch flügellose Sexuparen für den Baum der Geburt gewährleistet wird, ist also von größtem Interesse für die Erhaltung von *M. obliquus* an den Orten ihrer Entstehung. Ein ausschließliches Vorkommen wechselbedürftiger Sexuparafliegen würde der Art nur in wenigen Fällen zum Vorteil gereichen, in den meisten zum Nachteil. Für nächst benachbarte Pflanzen ist auch die Beweglichkeit im ersten Larvenstadium der Fundatrix zur Ausbreitung genügend. *M. obliquus* wird aber stets nur ein sporadisches Vorkommen bei uns erreichen und ein seltener Gast bleiben, von dem besonders auffällig ist, dass er in seiner Heimat unbekannt zu sein scheint[14]).

(Schluss folgt.)

14) Eine Anfrage bei Mr. Theodor Pergande am U. S. Dep. of Agric. hatte 1899 eine Antwort des Herrn H. Ashmead, damals Assist. Curator, Division of Insects zur Folge, dass in Nordamerika keine *Mindarus*-Spezies an der Fichte bekannt sei.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der kgl. bayer. Hof- u. Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Der Abonnementspreis für 24 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einsenden zu wollen.

Bd. XXX. **1. Juli 1910.** **№ 13.**

Inhalt: **Stiasny**, Zur Kenntnis der gelben Zellen der Sphaerozoen. — **Franz**, Zur Struktur der Chromatophoren bei Crustaceen. — **Papanicolau**, Über die Bedingungen der sexuellen Differenzierung bei Daphniden. — **Nüsslin**, Zur Biologie der Gattung *Mindarus* Koch (Schluss). — **Wasmann**, Nachträge zum sozialen Parasitismus und der Sklaverei bei den Ameisen.

Zur Kenntnis der gelben Zellen der Sphaerozoen.

Von Dr. Gustav Stiasny (Triest).

(Aus der k. k. zoologischen Station in Triest.)

(Mit 10 Figuren im Text.)

Die gelben Zellen (Zooxanthellen) der Sphaerozoen sind bereits Gegenstand zahlreicher Untersuchungen gewesen. Die darüber vorliegende umfangreiche Literatur behandelt zumeist die Frage, ob die gelben Zellen Bestandteile der Radiolarienkolonie oder des Radiolars sind oder nicht. Genauere Beschreibungen rühren bloß von Haeckel[1]) und Brandt[2]) her. Merkwürdigerweise hat noch kein Botaniker die Zooxanthellen der Radiolarien näher untersucht. Wir wollen hier die Frage nach der Beziehung der Zooxanthellen zu den Radiolarien nicht erörtern, da wir uns diese Diskussion für einen andern Ort vorbehalten. Wir wollen im folgenden lediglich einige zytologische Befunde an den gelben Zellen besprechen, ohne auf deren Entwickelung näher einzugehen und betrachten sie erst von jenem Zeitpunkte der Entwickelung an, wo sie als „gelbe Zellen“ unmittelbar erkennbar sind.

1) Ernst Haeckel, Die Radiolarien. Eine Monographie 1862.

2) Karl Brandt, Über die morphologische und physiologische Bedeutung des Chlorophylls bei Tieren. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. 4.

Nach Haeckel[1]) und Brandt[2])[3]) sind die gelben Zellen der Sphaerozoen von mehr oder weniger rundlicher oder ellipsoider Gestalt. Sie besitzen eine feste, derbe, scharf konturierte Membran, die aus Zellulose besteht. An der Innenseite der Membran befinden sich die gelben, nicht scharf abgesetzten Chromatophoren und deren Assimilationsprodukte. In der Mitte oder etwas exzentrisch liegt der große Zellkern, der ein granuliertes Aussehen hat und sich mit Kernfarbstoffen intensiv färbt. Er ist nicht immer scharf konturiert, sondern manchmal mit kleinen Fortsätzen versehen. Von Assimilationsprodukten, die zum Teil in den Chlorophyllkörpern, zum Teil außerhalb derselben liegen, unterscheidet man nach Brandt 4—12 „Stärke"-Körner, die dünnwandige Hohlkugeln darstellen, eine große Vakuole enthalten und im optischen Querschnitt als Ringe erscheinen. Sie sind nicht doppeltbrechend und färben sich mit Jod rotbraun bis violett. Da diese Körper nicht doppeltbrechend sind, hält Brandt sie für eine Modifikation des Amylum. Außerdem sieht man in den gelben Zellen feine kompakte doppeltbrechende Körnchen von unregelmäßiger Gestalt, die bei Behandlung mit Jod nicht verändert werden und im Leben rötlich bis violett erscheinen.

Die gelbe Färbung der Zellen rührt, wie Geddes[4]) nachgewiesen hat, von einem dem Chlorophyll sehr nahe verwandten Farbstoffe her. Er durchsetzt das ganze Plasma der Zooxanthellen, doch ist der periphere Teil stets viel stärker gefärbt als der zentrale.

Ich komme jetzt zur Besprechung meiner eigenen Befunde.

Das mir zur Verfügung stehende Material stammt zum Teil aus Messina, zum Teil von der Zoologischen Station in Neapel. Die Konservierung erfolgte in Fleming'scher Flüssigkeit und in Sublimat-Eisessig, die Färbung mit Delaf, Hämatoxylin, Eisenhämatoxylin nach Haidenhain, nach dem Benda'schen Verfahren, mit Safranin und Gentianviolett.

Bei einem kurzen Aufenthalte in Neapel konnte ich auch lebendes Material beobachten. — Ich erlaube mir, auch an dieser Stelle den Herren der Zoologischen Station in Neapel, insbesondere Herrn Dr. S. Lobianco für die mir zuteil gewordene Unterstützung meinen besten Dank zu sagen.

Der Zellkern (Fig. 1, 2, 3, 9, 10) ist meist von polygonaler oder rundlicher Gestalt und zeigt in einer homogenen blaßgefärbten Grundsubstanz eine Körnelung, die von zahlreichen Chromatinpartikelchen herrührt. Viele davon lösen sich am Rande ab und wandern in das Plasma aus, wodurch die Kernkontur unscharf wird.

3) Karl Brandt, Die koloniebildenden Radiolarien des Golfes von Neapel. In Januarflora des Golfes von Neapel. 1885.

4) On the Nature and Fonction of the Yellow cells' of Radiolarians & Coelenterates. In: Proc. Roy. Soc. Edinburgh 1882. Vol. XI.

In der Regel ist der Kern von einem hellen Hofe umgeben, der von plasmatischen Strängen durchsetzt wird. In manchen Fällen zeigt der Kern amöboide Fortsätze.

Fig. 4 zeigt, wie der Kern nach allen Seiten Kernsubstanz strahlenförmig aussendet, die das Plasma netzförmig durchsetzt. Die chromatischen Kernfortsätze erstrecken sich bis an den Rand, stellen so eine kontinuierliche Verbindung der übrigen Zellbestandteile mit dem Kerne her. Einzelne Kernfortsätze sind keulenförmig verdickt, manche im Begriffe sich abzuschnüren (Fig. 5).

Die dick angeschwollenen Enden sind durch eine dünne Brücke chromatischer Substanz mit dem zentralen Kern in Verbindung. Manche haben sich schon ganz abgeschnürt und liegen nach Art von Nukleolen frei im Plasma herum. Um jedes dieser „Nukleolen"-ähnlichen Gebilde ist ein heller Hof ausgebildet, der es vom umgebenden Plasma trennt und welcher von einzelnen Plasmafäden durchsetzt wird. —

In anderen Fällen sieht man, wie rundliche Partien chromatischer Substanz, von einem hellen Hofe umgeben, sich vom Kern abschnüren. Sie scheinen in einer Nische des Kernes zu liegen (Fig. 2 u. 3). Hier handelt es sich zweifellos um den Austritt geformter Chromatinsubstanz aus dem Kerne. Die Chromatinballen treten ins Plasma aus und nehmen da an Größe zu. Man kann bis zu 8 und 10 solcher „Kernpartien" zählen. Sie sind beim lebenden Objekte gelblichgrün gefärbt. Auf gefärbten Schnittpräparaten ist die chromatische Substanz in diesen Gebilden nicht gleichmäßig verteilt, sondern in eine lichtere Grundsubstanz eingebettet, erscheint sie oft in Form eines Malteserkreuzes, eines Sterns, einer Spange. Es scheint, dass diese beiden Substanzen sich nicht während der Kernteilungen differenzieren, sondern dass sie von Anfang an zweierlei Ursprunges sind. Manchmal weisen die Nukleolen noch dieselbe Granulierung auf wie der Zellkern selbst (Fig. 3). Den hellen Hof um die „Nukleolen" halte ich für das Stroma des Chromatophors, in welchem sich die Assimilationsprodukte bilden. Bei älteren Stadien mit stärker ausgebildeten Assimilaten ist das Stroma als scharf konturierte dünne Schicht rings um die Assimilate wahrnehmbar (Fig. 7, 8). Darüber, ob die nukleolenartigen Bildungen im Zentrum der Assimilate als Pyrenoide aufzufassen sind, wage ich nicht mich mit Bestimmtheit zu äußern. Auffallend ist, dass die „Nukleolen" im Verhältnis zu den Chromatophoren sehr groß erscheinen, ja eigentlich mit den Assimilaten die Hauptmasse der Chromatophoren ausmachen, während das Stroma ganz zurücktritt.

Um die Chromatinballen sieht man in vielen Fällen Kristalloide, lichtbrechende Körper von unregelmäßiger Gestalt und Größe gelagert (Fig. 7—10). Diese Kristalloide sind keine Artefakte, sondern

auch am lebenden Objekte besonders deutlich nach Zusatz von Essigsäure zu sehen. Es sind dies zweifellos die von Brandt beschriebenen Stärkekörner mit einer großen Vakuole, die im optischen

Fig. 1.

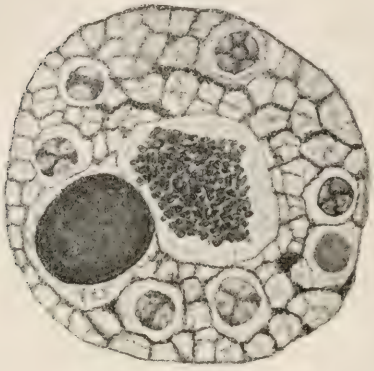


Fig. 2.

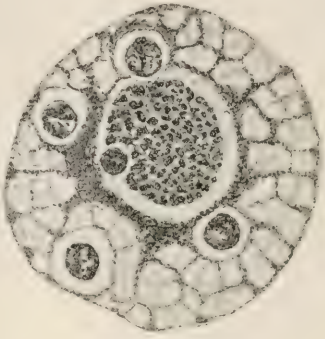


Fig. 3.

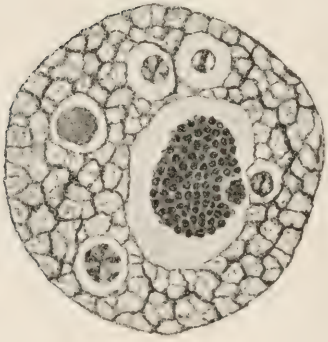


Fig. 4.

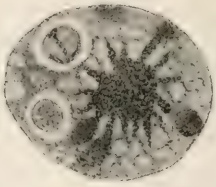


Fig. 5.

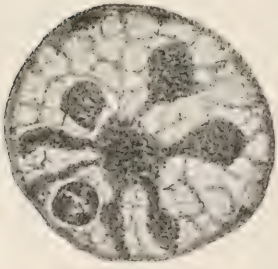
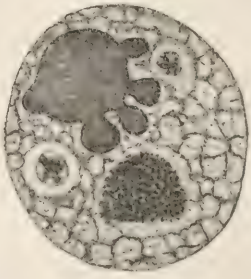


Fig. 6.



Querschnitt als Ringe erscheinen. Brandt hat offenbar mit zu schwachen Vergrößerungen gearbeitet, so dass er nur die Konturen der Kristalloide wahrnehmen und die darin befindlichen nukleolenähnlichen Gebilde als Vakuolen deutete.

Diese Kristalloide treten in größerer oder geringerer Anzahl auf und bewirken durch ihr starkes Lichtbrechungsvermögen, dass die gelben Zellen in diesem Stadium stark glänzend erscheinen. Die Kristalloide zeigen eine Schichtung von undeutlich konzentrischem Charakter. In ihrer Mitte liegt der Chromatinballen,

Fig. 7.

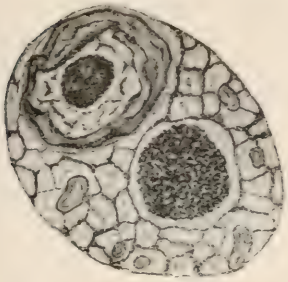


Fig. 8.

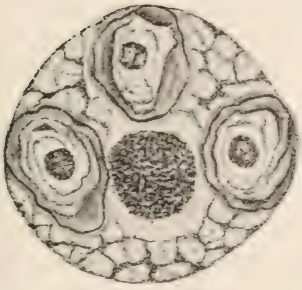


Fig. 9.

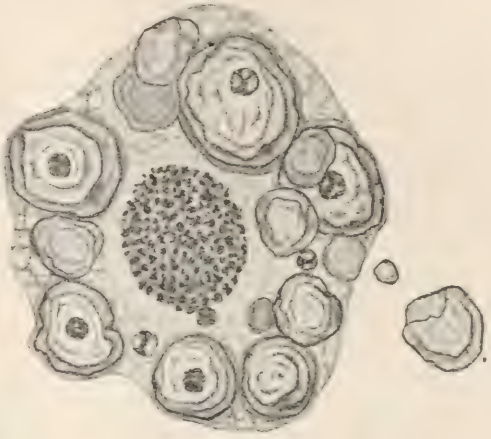
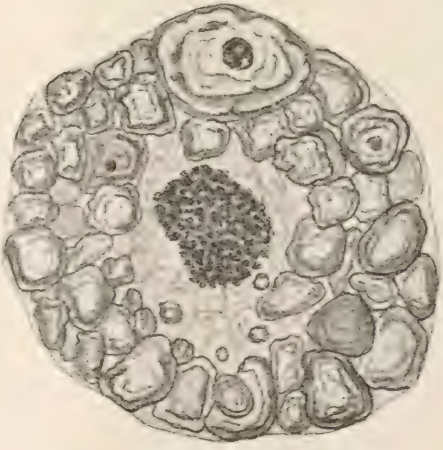


Fig. 10.



der in kleinen Kristalloiden dunkel, in größeren hell erscheint. Offenbar steht derselbe mit dem Aufbau und der Bildung der Kristalloide in einer Beziehung. Vielfach sieht man auch Kristalloide ohne Nukleolen darin, die nur mehr Bruchstücke von viel geringerer Größe darstellen. Die Kristalloide haben beim lebenden Objekt eine ziemlich lebhaft gelbliche Färbung. Ihre Form ist rundlich, manchmal eckig, ihre Oberfläche ist nicht glatt, sondern eher uneben. Mit Brandt glaube ich, dass hier Assimilate vorliegen, da die Kristalloide nur bei während des Tages beobachteten und fixiertem Materiale, während des Nachts dagegen nicht oder nur in viel geringerem Maße beobachtet wurden. Erst bei an-

dauernder Belichtung werden sie neu gebildet. Es ist keine reine Stärke, sondern eine Modifikation derselben. Die deutlichste Reaktion ist die rotbraune bis violette Färbung der Assimilate nach Zusatz von Jod. Nie erhielt ich eine tiefblaue Färbung. Auch lösen sie sich zum Teil bei Behandlung mit Kalilauge und Zusatz von Schwefelsäure.

Um viele dieser Kristalloide sieht man eine dünne Zone leicht körnigen farblosen Plasmas (Stroma), welche dieselben von dem übrigen netzförmig verteilten Plasma trennt. In vielen Fällen liegen aber die Assimilate direkt im Plasma und sind nicht von der farblosen oder blaßgelb gefärbten Schicht umgeben. — Aus stark herangewachsenen gelben Zellen sieht man vielfach Kristalloide heraustreten und sich in die Gallerte verteilen. Hier lösen sie sich auf und gehen in das Plasma resp. die Gallerte der Radiolarienkolonie über. Sie dienen zweifellos zur Ernährung derselben. Brandt hat bei Collozoum durch Jodbehandlung in der Gallerte Assimilate nachweisen können, was ich bestätigen kann. — Zwischen den Chromatophoren, dem Zellkern und der Membran spannt sich ein spongiöses Gerüst von plasmatischer Substanz aus, das beim lebenden Objekte grünlichgelb gefärbt erscheint und mehr oder minder stark ausgebildet sein kann (Fig. 1, 2, 3). Es durchsetzt die ganze Zelle netzförmig und ist vielfach besonders stark um den, den zentralen Kern umgebenden Hof angesammelt (Fig. 2). Es färbt sich stark mit Kernfarbstoffen und entsteht durch die Auswanderung chromatischer Substanz aus dem Kerne, die ja sehr häufig zu beobachten ist. Auch sieht man oft Kernfortsätze, die allmählich in das Gerüste übergehen und dort anastomosieren. Da das spongiöse Gerüst ebenso wie die Nukleolen aus dem Kerne hervorgeht, besteht ein prinzipieller Unterschied zwischen beiden nicht. Das spongiöse Gerüst kann vielleicht als ein Chromatophor aufgefasst werden, der eine starke Verästelung erfahren hat. — In diesem Plasma sind kleinere und größere Körnchen zu bemerken, auch Bruchstücke der Kristalloide (Fig. 7). — Ein weiterer wesentlicher und regelmäßiger Bestandteil der gelben Zellen sind die „Öltropfen". Brandt (s. o.) bildet sie auf Taf. 19, Fig. 51, 53, 56 ab, erwähnt sie aber im Texte nur nebenbei als selten vorkommend. Diese fettartigen Einschlüsse entstehen nach Angabe der Autoren in direkter Abhängigkeit von Chromatophoren entweder an der Peripherie oder in unmittelbarer Nähe derselben. Sie werden als Assimilate gedeutet, die unter dem Einflusse der Chromatophoren entstehen und sich erst nachträglich in anderen Partien des Protoplasmas verteilen. Ich habe darüber folgendes beobachtet. Diese ovalen, länglichen oder rundlichen Gebilde sind beim lebenden Objekte durch starken Fettglanz ausgezeichnet und färben sich durch Kernfarbstoffe sehr intensiv. Sie werden manchmal so groß wie der

Kern selbst. Diese Ölkugeln entstehen aus dem Kerne. Man sieht oft, wie ein Teil des körneligen Kerns sich zu einer homogenen Masse umwandelt, die noch mit demselben in Zusammenhang ist. Dann aber rücken beide Teile auseinander, so dass die Fettkugel neben dem Kern zu liegen kommt (Fig. 1). Sie entsteht aber auch durch Umwandlung und Verschmelzung der Nukleolen. Man kann beobachten, wie einzelne Nukleolen allmählich zu einer Fettkugel werden und sich dann allmählich zur Bildung des großen Öltropfens vereinigen (Fig. 6). Über die chemische Natur dieser Bildung vermag ich nur zu sagen, dass sie sich mit chromatischen Farbstoffen stark färbt und in Terpentinöl sich nicht löst. Sie zeigt beim lebenden Objekte Fettglanz, doch ist es fraglich, ob wirklich hier ein Öl vorliegt. Eher scheint die fettige Substanz an ein Substrat gebunden. Bekanntlich existiert innerhalb der Zentralkapsel der Sphaerozoen eine ganz ähnliche Bildung, bei der die gleichen Schwierigkeiten vorliegen.

Ich nehme davon Abstand, mich an dieser Stelle in eine — sehr naheliegende — ausführliche Diskussion der Befunde einzulassen, die in mannigfacher Hinsicht (Entstehung der Chromatophoren, Bildung der Assimilate, Chromidialbildung, Austritt geformter Nukleolarsubstanz aus dem Kerne, Doppelwertigkeit des pflanzlichen Zellkerns) nicht des Interesses entbehren. — Diese letzteren Fragen, welche schon seit langem auf der Tagesordnung zoologischer Forschung stehen, haben seitens der Botaniker, soweit ich Einblick in die Literatur genommen habe, noch nicht die gebührende Beachtung gefunden. So sind z. B. Chromidien in vielen Fällen gefunden, doch die diesbezüglichen Beobachtungen stets nur ganz nebenbei erwähnt worden, die gebührende Berücksichtigung, die ihnen vom theoretischen Standpunkte zukommt, haben sie nicht gefunden, mit anderen Worten, die prinzipielle Seite der Frage ist seitens der Botaniker noch gar nicht betont worden. Aus mehreren in der letzten Zeit erschienenen Arbeiten zeigt sich jedoch, dass die seit Jahren zoologischerseits betriebenen zytologischen Studien ein Echo auf botanischer Seite erweckt haben und sich auch hier das Interesse für diese Fragen zu regen beginnt. —

Ich beschränke mich hier lediglich auf Anführung von Tatsachen und hoffe, dass die vorliegende kurze Mitteilung weniger interessanter Befunde auch anderen Forschern, namentlich Botanikern, Anregung bieten möge, die gelben Zellen der Sphaerozoen einem genaueren Studium zu unterziehen.

Herrn Dr. Th. Moroff danke ich für einige Ratschläge und Winke auf das Herzlichste.

Figurenerklärung.

Sämtliche Figuren sind mittelst Zeichenapparates auf die Höhe des Objekttisches entworfen. Vergrößerung durchwegs $^{2400}/_{1}$. Sie stellen Zooxanthellen verschiedener Sphaerozoengenera, meist aber von *Collozoum inermis*, dar.

Fig. 1. Gelbe Zellen und Kern, Öltropfen, „Nukleolen". Öltropfen und „Nukleolen" bereits abgeschnürt. Flem. E. H.
„ 2. Nukleolus in Abschnürung begriffen, verdichtetes plasmatisches Gerüst um den Kern. Sublim.-Eisessig E. H.
„ 3. „Nukleolus" in Abschnürung. Ein „Nukleolus" in Fettropfen verwandelt. Subl.-Eisessig E. H.
„ 4. Chromatische Zellfortsätze vom Kern zur Peripherie und Anastomosenbildung. Fleming, Benda.
„ 5. Abschnürung von „Nukleolen", von denen die meisten noch mit dem Kern durch chromatische Brücken in Verbindung stehen. Fleming, Benda.
„ 6. Vereinigung mehrerer Öltropfen neben dem Kern. Fleming E. H.
„ 7. Kristalloid im Chromatophor neben dem Kern. Im Plasma kleine Bruchstücke von Kristalloiden. Subl.-Eisessig E. H.
„ 8, 9, 10. Kristalloide in kleinerer und größerer Zahl neben dem Zellkern mit und ohne Chromatinballen. Subl.-Eisessig E. H.

Zur Struktur der Chromatophoren bei Crustaceen.

Von Victor Franz,
Abteilungsvorsteher am Neurolog. Institut zu Frankfurt a. M.

In einer früheren Arbeit, welche die Struktur der Pigmentzellen bei Fischen behandelte[1]), habe ich zunächst die von Brücke und in bestimmterer Form von Solger ausgesprochene Ansicht bestätigt, dass die Veränderungen der Chromatophoren nicht in amöboiden Bewegungen — wie z. B. Verworn noch annimmt —, sondern lediglich in intrazellulären Pigmentkörnchenströmungen bestehen. Ferner habe ich eine neue Ansicht von der „plasmatischen" Radiärstruktur aufgestellt; diese zuerst von Solger gesehene, später von Zimmermann färberisch dargestellte Struktur rührt von einem intrazellulären Stäbeskelett her, dessen Dasein seine durchaus hinreichende biologische Erklärung in dem Stattfinden der lebhaften intrazellulären Bewegungen findet. Auch sprach ich die vielfach angenommene Fähigkeit des amöboiden Kriechens den Pigmentzellen in hohem Grade ab und betonte vielmehr, dass mir die Pigmentzelle als Ganzes einen recht starren Eindruck mache. Die einschlägige Literatur ist am angegebenen Orte genannt und braucht hier nicht wiederholt zu werden.

Die Beobachtungen bezogen sich nur auf Fische und ich habe es mit vollem Bewusstsein vermieden, außer den Wirbeltieren noch andere Tiergruppen in den Kreis meiner Betrachtungen zu ziehen. Das Ergebnis galt daher zunächst nur für Fische. Namentlich die bei Cephalopoden herrschenden, genau bekannten Verhältnisse

1) Biolog. Centralbl. 1908.

zwangen mich zu dieser Vorsicht im Generalisieren. Nur in einer Fußnote wurde erwähnt, dass nach Keeble und Gamble auch bei den Crustaceen die Chromatophoren an ihrer Stelle festliegen.

Nun wird aber neuerdings von Minkiewicz[2]) für die Pigmentbewegungen der Crustaceen (*Phronima* u. a.) behauptet: Le cours du phénomène est identique au retractement relativ des pseudopodes chez les Rhizopodes, und es wird meine Ansicht wenigstens für Krebse ausdrücklich abgelehnt. Das musste mein Bedenken erregen. Denn nachdem ich die alte Ansicht, die von amöboiden Bewegungen sprach und die an Wirbeltieren gewonnen war, an Wirbeltieren widerlegt glaube, wie sollte ich ihr da bei einer anderen Tiergruppe Gültigkeit zuerkennen. Trotz der allgemein verbreiteten anthropozentrischen und bei ganz objektiver Betrachtung wohl kaum stichhaltigen Ansicht, dass die Wirbeltiere den Gipfelzweig des Tierstammes repräsentierten, wird doch wohl niemand sagen wollen, dass wir bei ihnen einen besonders hochdifferenzierten Chromatophorentypus erwarten müssten.

Schon bei genauer Kenntnis der hervorragenden Arbeiten Keeble's und Gamble's über die Physiologie des Farbenwechsels der höheren Crustaceen[3]) muss die Annahme, dass die Pigmentbewegungen amöboide wären, ganz unmöglich erscheinen. Die Chromatophoren sind bei den Krebsen, nach den genannten Autoren, noch viel kompliziertere Gebilde als bei den Fischen, schon deshalb, weil oft jede Chromatophore ein vielkerniges, zusammengesetztes Gebilde ist, ferner weil sie meist je zwei verschiedene Pigmente bergen. Jedes der beiden bewegt sich auf denselben Bahnen — in denselben Zellausläufern — wie das andere, also herrscht keine amöboide Beweglichkeit, keine Fähigkeit, an jeder beliebigen Stelle Pseudopodien auszustrecken. Da wird ferner eine den zentralen „Sack" (Scheibe) umkleidende Zellmembran beschrieben, ferner eine fibrilläre Streifung der Fortsätze. Was hätte dies alles mit der amöboiden Bewegung zu tun?

Es wird zur Stütze meiner Ansicht über die Chromatophoren dienen, wenn ich im folgenden an der Hand von Beobachtungen,

---

2) Ramuald Minkiewicz: Mémoire sur la biologie du Tonellier de mer (*Phronima sedentaria* Forsk.). Chap. I: La coloration normale des Phronimes et son développement par migration progressive des chromatophores. Bulletin de l'Institut océanographique, Fondation Albert Ier, Prince de Monaco. Bd. 146. — 10 Juillet 1909.

3) F. Keeble und F. W. Gamble: The Colour Physiology of Higher Crustacea. Philosoph. Transact. of the Roy. Soc. of London Series B. Vol. 196. London 1904.

F. W. Gamble und F. W. Keeble: Hippolyte varians: a Study in Colour-Change. Quaterly Journal of Micr. Science vol. 43, N. S., 1900.

F. Keeble und F. W. Gamble: The Colour Physiology of Higher Crustacea. — Part. III. Philos. Transact. of the Roy. Soc. of London Series B. Vol. 198. 1906.

die ich während meiner $3^1/_2$jährigen Helgoländer Zeit gelegentlich sammelte, darlege, welche Ansicht ich über die „fibrilläre Streifung" bei Crustaceen gewann. Die Beobachtungen, die ich an Chromatophoren des Thorax von *Pandalus* und *Crangon* machte, bestätigen nämlich die Annahme, die sich mir, nach meinen früheren Ergebnissen, bei der „fibrillären Streifung" der genannten Autoren aufdrängen musste: auch sie rührt von einem intrazellulären Stäbeskelett her.

Ich habe wiederholt einige Amphipoden, Copepoden und Euphausiiden ohne Erfolg untersucht. Wichtige Verhältnisse wurde ich zuerst bei *Pandalus* gewahr, wo die Pigmentzellen[4]) oder Chromatophoren feuerrot sind. Die reich verästelten Fortsätze sind, soweit von rotem Pigment frei, hochgelb (vgl. Keeble und Gamble, 1904, Taf. 35, Fig. 22). Man kann ganz genau konstatieren, dass viele Pigmentzellen — meist diejenigen, welche mehr isoliert liegen — mit ihren feinen Ausläufern frei endigen, andere aber miteinander kommunizieren. Dieselbe Beobachtung machte ich darauf auch an den schwarzen, richtiger dunkelgrauvioletten Chromatophoren von *Crangon vulgaris*. Bei *Pandalus* sah ich ferner stellenweise neben hochgelb gefärbten pigmentfreien Fortsätzen manchmal auch farblose, doch noch sehr deutliche Fortsätze. Es gelingt also hier viel leichter als bei Fischen, der gänzlich von Pigment entblößten Zellfortsätze ansichtig zu werden.

Man könnte nun noch glauben, was hier durch deutliche Konturen und meist auch durch Gelbfärbung sichtbar wird, seien nicht Zellfortsätze, sondern jene Räume, welche nach der vermeintlichen Einziehung der Zellfortsätze frei werden. Dass dem nicht so ist, erkennt man schon bei Anwendung mäßig starker Trockensysteme, sicher aber bei Ölimmersion. Dann fällt nämlich sofort eine ziemlich deutliche, obschon feine Längsstreifung der Zellfortsätze auf, und sie ist nicht nur den vom Pigment erfüllten Fortsätzen eigen, sondern auch den Teilen der Fortsätze, welche von Pigment gänzlich frei sind. In Fig. 1 habe ich mit Zeiß Apochr. 1,30 Apert. 2 mm, Komp. Oc. 8 von einer solchen Zelle die Mitte gezeichnet, und man sieht hier sehr deutlich, wie die Parallelstreifung der Fortsätze beim Eintreten in die Zentralscheibe der Zelle einen mehr zirkulären Verlauf annimmt[5]). Die Mitte der Scheibe sehe ich er-

4) Pigmentzellen sage ich ohne zu entscheiden, ob es einzellige oder vielzellige, oder wenigstens vielkernige Gebilde sind. „Zelle" also ausnahmsweise im allgemeinen Sinne als im zytologischen. Die Kerne werden in vivo meist nicht sichtbar.

5) Keeble und Gamble bezeichnen die Fortsätze in ihren Fig. 22 und 23 (1904) als „slightly fibrillated" (p. 304), die Streifung ist jedoch, im Gegensatz zu meiner Beobachtung, eine durchaus radiäre, bis die Streifen nach der Mitte zu aufhören. Ob dies am Unterschied des Materials liegt oder ob nur meine Beobachtung genauer ist, kann ich nicht entscheiden, möchte aber fast das letztere glauben.

füllt anscheinend von einer feinen Körnelung. Nur an einigen Stellen zieht die Streifung quer über die Scheibe hinweg. Über den wahren Sachverhalt kann m. E. nach meinen Beobachtungen an den Fischchromatophoren kaum mehr ein Zweifel sein: die Parallelstreifung rührt von einem Stäbeskelett her — man könnte wohl auch sagen, von Stützfäden, nur dass der Vergleich eines Stützgebildes mit Fäden wenig passt. Der Verlauf der Stäbe ist im Zellfortsatz ganz ähnlich wie bei Fischen, dagegen in der Zellscheibe ein anderer. Bei Fischen bilden sie an der Peripherie der Zellscheibe noch keine Umbiegungen zum zirkulären Verlauf, sondern sie treten schön radiärstrahlig fast bis zum Zentrum der Zelle, und

Fig. 1.

erst hier bilden sie ein kleines, fachwerkartiges Gerüst. Ein solches scheint übrigens auch bei den Krebsen nicht zu fehlen, sondern im Gegenteil sehr stark entwickelt zu sein. Ich möchte nämlich glauben, dass die erwähnte Körnelung nur davon herrührt, dass hier, in der Zellscheibe, die Stäbe nach allen Richtungen laufen und ein sehr dichtes Gerüst bilden. Etwas erschwert wird die Beobachtung bei *Pandalus* dadurch, dass das rote Pigment anscheinend eine dicke, ölige Flüssigkeit bildet, welche wenigstens ich nicht in Körnchen auflösen konnte. Erleichtert wird sie hingegen bei *Crangon*, wenigstens in den Zellfortsätzen, dadurch, dass hier das Pigment aus Körnchen besteht, wenn auch aus viel kleineren als bei Fischen. In ganz derselben Weise, wie ich es vormals bei

Fischen mitteilte, konnte ich auch bei *Crangon* die Gewissheit gewinnen, dass die Streifung von Stäben herrührt, zwischen denen sich die Pigmentkörnchen bewegen. Dass die Stäbe sich ineinander stützen, kann man sich beim Anblick der Fig. 1 wohl einigermaßen vorstellen.

Es ist nun kaum mehr nötig, noch einen bestimmten Nachweis für das Vorhandensein einer Zellmembran an den von Pigment entblößten Fortsätzen zu führen, wie ich mich auch bei Fischen mit der Aufweisung des intrazellulären Stäbeskeletts und der Zellkonturen an den Fortsätzen begnügt habe. Doch seien einige zufällige Beobachtungen, welche mir auch die Zellmembran zeigten, noch erwähnt. Wie bei Fischen eine gewisse Moribundität des Gewebes die Erkennung mancher Besonderheiten erleichtert, so auch hier: ich betrachtete unterm Mikroskop die roten Chromatophoren einer Mysidee (*Mysis vulgaris?*), die ich in etwas anverdautem Zustande dem Darm einer jungen Scholle (*Pleuronectes platessa*) entnahm. Die Zellfortsätze waren auch hier parallelstreifig, aber weniger dicht und regelmäßig gestreift. Ich glaube, dass der Zellinhalt geschrumpft und die Zellmembran daher in Falten gelegt war, welche naturgemäß entsprechend dem Verlauf der Sklettstäbe verliefen. Daher hier die Parallelstreifung. Da und dort war schließlich auch die Kontur eines Zellfortsatzes auf kurze Strecken in eine Wellenlinie verwandelt, es waren also auch kleine Querfältchen an der Zellmembran aufgetreten.

Nach alledem ist klar, dass wir es auch bei den Pigmentzellen der Krebse nicht mit nackten, amöboid beweglichen Plasmamassen zu tun haben, sondern mit viel komplizierteren Gebilden. Es bestehen Unterschiede gegenüber den Fischen: sie liegen in der Anordnung der Skelettstäbe in der Zellscheibe, sowie darin, dass das schwarze Pigment aus viel kleineren Körnchen besteht als bei Fischen, das rote — soweit erkennbar — überhaupt nicht aus Körnchen. Indessen können wir die ehemals für Fischchromatophoren aufgestellten Sätze mit geringen Modifikationen auch für Krebse gelten lassen, indem wir sagen:

1. Der Ballungsvorgang der Pigmentzellen beruht auf intrazellulären Pigmentströmungen, nicht auf amöboiden Bewegungen,

2. die plasmatische Radiärstruktur der Pigmentzellen besteht in einem intrazellulären Stäbeskelett, dessen Vorhandensein wegen der regen intrazellulären Strömungen genügend erklärt ist, dessen Bau in einigem an Acantharienskelette erinnert.

Übrigens nicht nur an Acantharienskelette, sondern auch an das Stützskelett der *Ascaris*-Muskelzelle, worüber zurzeit eine

Polemik zwischen Goldschmidt und Bíleck entbrannt ist[6]), auch — entfernter — an Achsenstäbe von Heliozoenfüßchen, schließlich an zelluläre Differenzierungen der Pellicula bei Protisten und ähnliche „Morpheträger zweiten Grades“ (Prowazek)[7]). Mit Vorbehalt wäre auch der Fibrillen der Ganglienzellen zu gedenken. Gerade die vorstehende Fig. 1 ruft uns die Neurofibrillen ins Gedächtnis, obschon deren Stützfunktion noch bezweifelt werden kann. Wie war es möglich, dass Minkiewicz bei seinen Untersuchungen an den Chromatophoren von *Phronima* etc. zu der Vorstellung einer amöboiden Beweglichkeit der Chromatophoren kommen konnte? Die Beobachtung mag nicht an allen Objekten gleich leicht sein, vor allem aber hat der Verfasser nicht hinreichend starke Vergrößerungen angewandt und vielleicht nicht anwenden können insofern, als die Pigmentzellen bei *Phronima* vielleicht sehr viel kleiner sind als bei *Crangon* und *Pandalus* und schon deshalb in jedem Falle eine starke Vergrößerung erfordern. Die größte Chromatophore, die Verfasser überhaupt zeichnete (mit Zeiß BB, Occ. 6) hat in der Figur etwa 2 cm Scheibendurchmesser (Fig. 5 seiner Arbeit), andere noch weniger, bis 2 mm. Es ist ganz natürlich, dass man in diesem Falle noch nicht die Details erkennen kann, die ich sah, denn die von mir in Fig. 1 dargestellte Chromatophore, durchaus nicht die größte, die mir vorlag, hat etwa 60 mm Scheibendurchmesser, ist also in der Fläche noch neunmal größer als die von Minkiewicz dargestellten. Natürlich kommt es nicht auf die Größe der Zeichnungen an, sondern vielmehr auf das Vergrößerungsvermögen des betreffenden Systems und sein Auflösungsvermögen und noch mehr auf die richtige Handhabung des Mikroskops, doch geben die Zahlen schon einige Anhaltspunkte. Übrigens entdeckt man vielleicht auch in einer oder gar in einigen Zeichnungen des Verfassers Spuren vom Sichtbarwerden der Radiärstäbe, nämlich da, wo Verfasser in Fig. 6a den Rand einer Chromatophore zeichnet. Die feinen zerschlissenen Fortsätze, welche der Verfasser hier zeichnet, sehen mir ganz so aus wie solche, die auch ich oft am Ende der roten Pigmentmasse eines Zellfortsatzes sah und die man einfach darauf zurückführen muss, dass das Pigment, wenn es sich nach dem Zentrum hin ballt, durch die Stäbe hier und da etwas gehemmt wird, vielleicht auch an ihnen adhäriert (ich spreche vom roten Pigment, welches ich nicht körnig fand).

---

6) Bíleck, Fr., Über die fibrillären Strukturen in den Muskel- und Darmzellen der Ascariden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 93, 1909.

Goldschmidt, R., Das Skelett der Muskelzelle von *Ascaris* nebst Bemerkungen über den Chromidialapparat der Metazoenzelle. Arch. f. Zellforschung Bd. 4, 1909.

7) Prowazek, S. v., Studien zur Biologie der Zellen. Biolog. Centralbl. Bd. 28, 1908.

Nun betont allerdings Minkiewicz, die Chromatophoren betätigten in der Postembryogenese auch das Vermögen, ihren Ort zu verändern. Darin ist zunächst kein absolutes Gegenargument gegen meine Ausführungen zu finden, sodann aber heisst es beim Verfasser immer, die Chromatophoren wandern aus, indem sie sich schnell vermehren, und weder aus dem Texte noch aus den Figuren kann ich bestimmt entnehmen, dass sie jemals von einer Stelle, an der sie einmal sichtbar werden, wirklich verschwinden. Wenn ich hierin den Verfasser richtig verstehe, so ist auch die Annahme zulässig, dass die Chromatophoren durch Neuentstehung schrittweise sich weiter ausbreiten und nicht durch amöboides Kriechen.

Ich habe es für meine Pflicht gehalten, zu versuchen, die Argumente des Verfassers zu entkräften. Ob er finden wird, dass ich ihm ganz gerecht geworden bin, kann ich nicht wissen. Wie dem aber auch sei, ich darf meine Argumente für vollständig hinreichend und beweisend erachten.

Ich bin keinen Augenblick im Zweifel darüber, dass die Krebschromatophoren hinsichtlich ihrer Struktur und ihrer Veränderungen noch erschöpfender studiert werden können, denn — ich sage es nochmals — es handelt sich bei mir nur um einige gelegentliche Beobachtungen. Aber sie genügen durchaus, um das prinzipiell Wichtige, worauf es ankommt, zu zeigen. Und diesem Ergebnis kommt wohl noch eine besondere Bedeutung zu. Mit den Gedanken etwas weiter schweifend, möchte ich nämlich die Meinung aussprechen, dass die Chromatophoren nur einen von den Fällen repräsentieren, in welchen wir von einer rein physikalischen Auffassung einzelner Lebenserscheinungen zu einer mehr biologischen zurückkehren müssen. Den Glauben, dass die Lebensvorgänge in letzter Linie mechanischer oder physistischer Natur sind, dürfen wir zwar keineswegs aufgeben. Aber wir dürfen uns auch nicht darüber täuschen, dass das Problem meist tiefer liegt als wir in manchen Fällen schon annehmen.

Über die Bedingungen der sexuellen Differenzierung bei Daphniden.

Von Dr. Georg Papanicolau.
(Aus dem zoologischen Institut von München.)

Im Jahre 1905 hat Issakowitsch durch Experimente an *Simocephalus retulus* und *Daphnia magna* nachgewiesen, dass äußere Faktoren — namentlich Nahrung und Temperatur — einen Einfluss auf die zyklische Entwickelung der Daphniden haben. Diese Resultate von Issakowitsch sind von Strohl und Keilhack angefochten worden, die, auf Grund ihrer Beobachtungen an *Polyphemus pedi-*

culus die Anschauung Weismann's verteidigten, nach welcher die Sexualität im Ablauf eines Zyklus nach einer bestimmten, bei den verschiedenen Arten verschiedenen Anzahl von parthenogenetischen Generationen eintritt, ganz unabhängig von äußeren Einflüssen. Auf Anregung R. Hertwig's entschloss ich mich, die Versuche von Issakowitsch zu wiederholen und im Mai 1909 legte ich die ersten Kulturen von *Simocephalus vetulus* an, später auch solche von *Moina rectirostris*[1]), wobei ich alle aus Dauereiern züchtete. Die Resultate, die ich erhalten habe, werde ich kurz in diesem Bericht angeben, während ich in bezug auf Einzelheiten auf meine ausführliche Arbeit verweise, die in nächster Zeit erscheinen soll.

Inzwischen sind aber noch drei neue Arbeiten über dasselbe Thema erschienen: die von Frl. Kuttner, Woltereck und Langhans. Kuttner kultivierte unter verschiedenen Kulturbedingungen mehrere Daphnidenarten und fand, dass weder Nahrung noch Temperatur einen Einfluss auf das Auftreten und den Grad der Sexualität üben können. Sie ist damit zu dem Resultat gekommen, dass die äußeren Faktoren ganz ohne Bedeutung sind. Woltereck konnte im Gegenteil einen solchen Einfluss bestätigen, da er durch reichliche Nahrung das Auftreten der Sexualität verhindern konnte. Er meint trotzdem, dass das, was uns „am meisten das Wesen der Cladocerenfortpflanzung enthüllt", nicht diese „Abhängigkeit des Phänotypus vom Milieu" ist, sondern die genotypische Grundlage, die Weismann in der Lehre der zyklischen Periodizität festgestellt hat. Langhans dagegen findet, dass die „Theorie Weismann's von der bestimmten Generationenzahl einer aufmerksamen Beobachtung nicht standhält" und betrachtet als Hauptursache für das Auftreten der Sexualität die Verunreinigung des Wassers durch Ansammlung von Stoffwechselprodukten. Diese neueren Arbeiten, die über die Fortpflanzung der Cladoceren in der letzten Zeit erschienen sind, ergeben, wie man sieht, kein einheitliches Bild. Aus den Arbeiten von Strohl, Keilhack und Kuttner soll hervorgehen, dass die äußeren Faktoren ganz unwirksam sind, aus denen von Issakowitsch, Woltereck und Langhans, dass sie einen größeren oder geringeren Einfluss haben.

Aus meinen Untersuchungen ergibt sich, dass beide Ansichten etwas Richtiges enthalten. Bevor ich aber die Resultate bespreche, welche ich rücksichtlich des Einflusses der äußeren Bedingungen auf den Generationszyklus der Daphniden erhalten habe, muss ich ein Bild vom Ablauf eines Zyklus unter normalen Bedingungen geben. Bis jetzt hat man die Aufeinanderfolge der Parthenogenesis und der Sexualität immer mit einer bestimmten Generationenzahl verknüpft. Man hat nämlich sämtliche Tiere einer und derselben

1) Var. *Lilljeborgii*, Schödler.

Generation, was ihre Tendenz zur Sexualität betrifft, als etwas Einheitliches betrachtet. Das stimmt aber nicht mit den Tatsachen überein. Schon bei der dritten Generation, manchmal auch bei der zweiten, zeigen sich Verschiedenheiten zwischen den Tieren, die aus den ersten Geburten hervorgegangen sind und denen, die aus den späteren stammen. Die Tiere der ersten Geburten haben eine große Tendenz zur Parthenogenesis, die der späteren eine kleinere oder größere Tendenz zur Sexualität. Wenn man durch eine zweckmäßige Selektion immer die aus den ersten Würfen stammenden Tiere weiter kultiviert, kann man eine sehr große Reihe von parthenogenetischen Generationen bekommen, ohne eine Spur von Sexualität. Bei *Simocephalus* z. B. habe ich bis jetzt 17 Generationen von solchen Tieren gehabt, ohne ein Männchen oder ein Geschlechtsweibchen zu beobachten. Wenn man dagegen Tiere, die aus späteren Würfen stammen, weiter kultiviert, erhält man schon sehr frühzeitig Geschlechtstiere. Bei *Simocephalus* z. B. habe ich Geschlechtsweibchen schon in der dritten Generation gehabt, aber erst aus dem zehnten Wurf dieser Generation, während die Tiere der früheren Würfe unter denselben Bedingungen parthenogenetisch geblieben sind. Von dieser Regel muss man die aus den letzten Geburten stammenden Tiere ausnehmen, da sie immer eine große Tendenz zu Abnormitäten haben und meistens in ihren ersten Entwickelungsstadien zugrunde gehen.

Deutlicher als bei *Simocephalus* sind diese Verhältnisse bei *Moina* zu erkennen, denn dieses Tier hat die Eigentümlichkeit, verschieden gefärbte Subitaneier zu bilden. Man findet bei ihm violette, blaue und trübe Eier mit Übergängen von der einen Färbung zur anderen. Es ist nun merkwürdig, dass jede Färbung eine verschiedene Bedeutung hat. Aus den violetten Eiern entwickeln sich bei unveränderten äußeren Bedingungen fast ohne Ausnahme parthenogenetische Weibchen. Im Gegensatz dazu gehen die aus blauen Eiern stammenden Weibchen meistens zur Dauereibildung über. Die violette Färbung verrät also das Vorhandensein einer inneren Tendenz zur Parthenogenesis, die blaue einer solchen zur Sexualität. Was die Männchen betrifft, so stammen sie vor allem aus violettblauen Eiern, sie treten also nach den parthenogenetischen und vor den geschlechtlichen Weibchen auf. Die trüben Eier endlich haben eine ganz andere Bedeutung. Aus diesen kommen Tiere heraus, welche sehr häufig abnorm sind und meistens in sehr frühen Lebensstadien absterben. Die trübe Färbung zeigt also, dass die Tiere, von denen sie abstammen, erschöpft sind und ihre Lebenskraft verloren haben. Wenn man nun das Auftreten dieser verschiedenen Färbungen im Ablaufe des Zyklus verfolgt, so sieht man, dass es nicht nur vom Generationsalter, d. h. von der Zahl der Generationen, sondern auch vom Individualalter, von der

Zahl nämlich der vorausgegangenen Würfe abhängig ist. In der ersten Generation sind zumeist alle Gelege violett gefärbt; in der zweiten pflegen die letzten Gelege violettblau, blau oder gar verfärbt zu sein. Mit Zunahme des Generationsalters tritt die Eiverfärbung in immer früheren Gelegen ein, bis schließlich bei der Endgeneration schon das erste Gelege die Zeichen der Degeneration erkennen lässt. Wenn man nun Tiere, die aus den rein violetten Eiern der ersten Eibildung stammen, weiter kultiviert, bekommt man, wie bei *Simocephalus*, eine große Zahl von parthenogenetischen Generationen, während bei Kulturen, die von Tieren späterer Würfe abstammen, schon bei einer früheren Generation Geschlechtstiere auftreten.

Es ist nun interessant, dass, wenn man Tiere, die aus den ersten Geburten hervorgegangen sind, weiter kultiviert, man eine so große Zahl von parthenogenetischen Generationen bekommt, wie sie in der Natur nicht vorkommen können. 17 Generationen von *Simocephalus*, wie ich sie in der Zimmertemperatur (16°) in 9 Monaten bekommen habe[2]), können nicht in der Natur vorkommen. Denn die Tümpel, in welchen *Simocephalus* lebt, frieren im Winter aus, so dass eine Kolonie sich nicht länger als 7—8 Monate am Leben erhalten kann[3]). Aber in dieser Zeit können mit einer Mitteltemperatur von 14° nicht über 12 Generationen entstehen, vorausgesetzt, dass die Nahrung immer reichlich ist. Ganz eklatant ist in dieser Hinsicht ein Beispiel von Woltereck, der *Daphnia pulex* (*obtusa*) über 1 Jahr lang in reiner parthenogenetischer Fortpflanzung erhalten hat, während Tiere derselben Art im Freien in 4 Monaten ihren Zyklus durchmachen. Woltereck will diese lange Erhaltung der Tiere und zwar in reiner Parthenogenesis als Resultat der günstigen Bedingungen — und besonders der reichlichen Nahrung — unter denen er seine Tiere kultiviert hat, erklären. So lange er aber nicht die genaue Genealogie seiner Kulturen anführt, kann man behaupten, dass es sich hier um eine unbewusste Selektion handelt[4]). Denn bei solchen, so lange dauernden Kulturen nimmt man gewöhnlich die erstgeborenen Tiere zur Anlage neuer Kulturen, sonst hätte man zu viele Zeit umsonst verloren. Jedenfalls ist aus diesem Fall so wenig der Einfluss der Nahrung bewiesen, wie aus

2) Meine Kulturen sind noch nicht erschöpft, so dass ich vielleicht noch einige Generationen erhalten werde.

3) Der Tümpel, aus welchem meine Tiere stammen, wird jedes Jahr im November künstlich ausgetrocknet.

4) Woltereck wusste schon aus Beobachtungen seines Schülers v. Scharffenberg, dass die Tendenz zur Sexualität von Wurf zu Wurf zunimmt, er scheint aber dieser Tatsache keine größere Bedeutung beigemessen zu haben, vielleicht weil er über die starke parthenogenetische Tendenz der aus den ersteren Geburten stammenden Tiere nicht unterrichtet war.

den Experimenten von Langhans der Einfluss der chemischen Zusammensetzung des Wassers. Um diesen Einfluss und speziell die Einwirkung der von den Tieren selbst produzierten Stoffwechselprodukte zu beweisen, hat Langhans seine Tiere vor allem in Massenkulturen gehalten. Es ist nun selbstverständlich, dass bei solchen Kulturen Tiere nicht nur aus den ersten, sondern auch aus den späteren und letzten Würfen vorkommen also Tiere, welche sowohl eine größere Tendenz zur Sexualität als auch eine solche zur Abnormität zeigen. Bei Einzelkulturen der ersten Würfe aber ist das Vorkommen solcher Tiere, wie ich schon oben erklärt habe, fast ausgeschlossen, deshalb auch sowohl die geschlechtliche Fortpflanzung als das Auftreten von Abnormitäten viel seltener. Aus den von ihm festgestellten Tatsachen hat nun Langhans den Schluss gezogen, dass Geschlechtlichkeit und Abnormitätenbildung ein Resultat der ungünstigen äußeren Bedingungen, und zwar der im Wasser sich ansammelnden Stoffwechselprodukte der Tiere, sein soll. Und er ging noch weiter. Da er bei einer unter solchen Bedingungen gezüchteten Abnormität — der Verkürzung der Spina von *Daphnia pulex* — eine Erblichkeit feststellen konnte, ist er zu dem Schluss gekommen, dass „die spinalose *Daphnia obtusa* aus der *Daphnia pulex* nicht durch Selektion entstanden ist, sondern durch Vererbung einer infolge der Einwirkung konzentrierter Stoffwechselprodukte eingetretener Formänderung, also durch das, was man eine Vererbung erworbener Eigenschaften nennt". Nach dem oben analysierten Vorgang des Ablaufes eines Zyklus ist, meiner Meinung nach, diese Beweisführung von Langhans hinfällig.

Nach diesen notwendigen Auseinandersetzungen, die ein richtiges Bild der normal verlaufenden Vorgänge gegeben haben, kommen wir nun zur Besprechung der vielumstrittenen Frage, welchen Einfluss die äußeren Bedingungen auf den zyklischen Verlauf der Entwickelung der Daphniden haben. Aus meinen Untersuchungen geht hervor, dass wir durch äußere Einwirkungen einen solchen Einfluss ausüben können, aber nicht zu jeder Zeit, sondern nur in einer begrenzten Periode. Wir können nämlich weder die kräftigen parthenogenetischen Tiere der ersten Generationen und Geburten zur Sexualität bringen, noch die erschöpften geschlechtlichen Tiere der späteren Generationen und Geburten zur Parthenogenesis zurückzuführen. Nur bei einer mittleren Periode, bei welcher die Kolonie den Übergang zwischen Parthenogenesis und Sexualität durchmacht, können wir durch äußere Einwirkung einen Einfluss zugunsten der einen oder der anderen Fortpflanzungsweise geltend machen. Betrachten wir nun zuerst den ersten Fall:

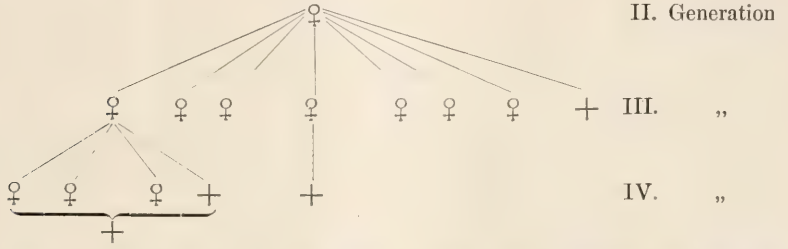
Bei den kräftigen parthenogenetischen Tieren der ersten Generationen und der ersten Geburten späterer Generationen kann man nicht durch äußere ungünstige

Faktoren die Sexualität hervorbringen. Solche ungünstigen Bedingungen können, wenn sie auf mehrere Generationen wirksam sind, zu Degeneration und Absterben der Kolonie führen, aber nicht zur Sexualität. Um das zu beweisen, werde ich einige wenige Beispiele aus meinen Kulturen anführen:

I. *Simocephalus.*

A. Von einem am 7. Mai 1909 aus einem Dauerei ausgeschlüpften Tier erhielt ich am 18. Mai 1909 23 junge Weibchen von der ersten Geburt, die ich unter verschiedenen Bedingungen kultivierte. Die in der Zimmertemperatur gezüchteten Tiere haben eine große Nachkommenschaft gegeben und leben noch weiter in der 18. Generation. Die in die Kälte gebrachten Tiere konnte ich bis zum 19. November 1909, d. h. 6 Monate lang, in einer Temperatur von 5—8° halten. Das Resultat gebe ich hier in der Tab. I, in welcher die Kreuze die degenerierten Gelege bezeichnen.

Tabelle I.



Aus dieser Tabelle sieht man, dass das Stammtier achtmal nacheinander Subitaneier gebildet hat. Die Nachkommen der sieben Geburten waren alle parthenogenetische Weibchen.

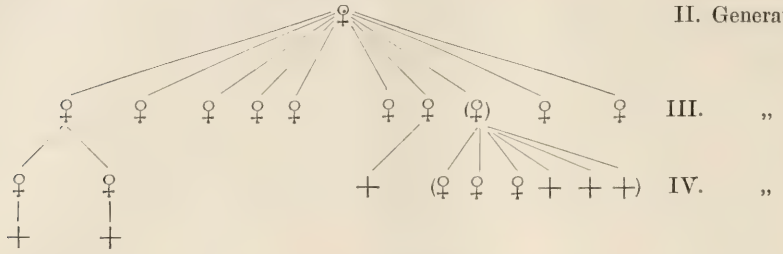
In der achten Geburt, die am 15. Oktober 1909, im Alter von 5 Monaten stattgefunden hat, sind alle Embryonen bei der regelmäßigen Häutung tot abgeworfen worden. Aus den Tieren der III. Generation habe ich zwei Reihen weiter kultiviert: die eine aus der ersten Geburt, die zweite aus der vierten. Die letztere war bald ausgestorben. Das Tier der ersten Geburt hat viermal nacheinander Subitaneier gebildet. Aus diesen Eiern sind bei den drei ersten Geburten parthenogenetische Weibchen herausgekommen, während die Eier bei der vierten Eibildung im Brutraum aufgelöst worden sind. Aus den Tieren der IV. Generation habe ich nun nur eine Reihe aus der dritten Geburt weiter kultiviert; das Resultat war ein Gelege aus degenerierten, nicht entwickelungsfähigen Eiern und bald der natürliche Tod des Tieres.

Aus diesem Beispiel geht ganz klar hervor, dass, wenn die innere Tendenz zur Parthenogenesis sehr mächtig ist, wie das bei den ersten Generationen und den aus den ersten Geburten ge-

züchteten Tieren der Fall ist, man nicht durch die Einwirkung der Kälte Geschlechtsgenerationen hervorrufen kann. Das einzige Resultat, das man durch eine solche längere Einwirkung bekommt, ist die Degeneration des Stammes und das Aussterben der Kolonie.

B. Die aus derselben Geburt vom 18. Mai 1909 dem Hunger ausgesetzten Tiere der II. Generation haben das gleiche Resultat ergeben wie aus der beigegebenen Tabelle II zu entnehmen ist.

Tabelle II.



Nach einer Dauer von etwa 2 Monaten sind alle Kulturen ausgestorben, ohne ein einziges Geschlechtstier zu geben. Das Resultat war auch hier nichts mehr als eine degenerative Störung der Organisation der Tiere. Das sieht man deutlich, wenn man solche in Hungerkulturen geborenen Tiere in Futterkulturen bringt, wie ich das bei den aus der achten Geburt des Stammtieres ausgekommenen Jungen (eingeklammert) gemacht habe. Aus dieser Zucht habe ich drei degenerierte Gelege nacheinander gehabt, was mir sonst unter normalen Bedingungen äußerst selten vorgekommen ist. Dies beweist, dass die Tiere durch längere Einwirkung des Hungers in ihrer Organisation geschädigt werden.

Also weder durch Kälte noch durch Hunger kann man die Sexualität zu jeder Zeit herbeiführen. Es bleibt noch ein Faktor übrig, der von Langhans betonte Einfluss der Beschaffenheit des Wassers und vor allem der spezifischen Stoffwechselprodukte der Tiere. Um diesen Faktor zu prüfen, habe ich das Wasser zweier verschiedener Kolonien, von denen die eine in parthenogenetischer, die andere in beginnender geschlechtlicher Fortpflanzung sich befanden, umgetauscht. Die parthenogenetische Kolonie gehörte der XI. Generation an und bestand aus 93 Tieren: 24 Weibchen mit Subitaneiern, 41 unreifen Weibchen und 28 neugeborenen Tieren[5]). Die geschlechtliche Kolonie gehörte der XIII. Generation an und bestand aus 113 Tieren, von denen 12 Weibchen mit Subitaneiern, 3 Weibchen mit Ephippien, 64 unreife Weibchen und 34 neugeborene Tiere. Ich habe das Wasser am 31. Dezember 1909 um-

5) Bei *Simocephalus* konnte ich nicht vor der ersten Häutung das Geschlecht der Tiere durch die sekundären Geschlechtscharaktere mit Sicherheit unterscheiden.

getauscht und habe in den nächsten Tagen die beiden Gläser sorgfältig untersucht. Am 4. Januar 1910 waren in der parthenogenetischen Kultur der XI. Generation 74 Tiere, von denen 26 Weibchen mit Subitaneiern, 25 unreife Weibchen, 23 neugeborene — also keine Spur von Sexualität. In der geschlechtlichen Kultur der XIII. Generation waren 123 Tiere, von denen 10 Weibchen mit Subitaneiern, 14 Weibchen mit Ephippien, 69 unreife Weibchen, 1 Männchen und 29 neugeborene — die Sexualität war also weiter fortgeschritten, obgleich die Tiere in neues, aus einer parthenogenetischen Kultur stammendes Wasser gebracht worden waren. Daraus ist zu schließen, dass die Beschaffenheit des Wassers nicht die Fortpflanzungsweise umändern kann[6]).

Nach diesen drei Beispielen von *Simocephalus* werde ich meine Ergebnisse bei

II. *Moina*

besprechen, da hier wegen der durch die Färbung der Eier enthüllten Tendenz der aus diesen entstandenen Tiere die Wirkung der äußeren Faktoren deutlicher hervortritt. Wie schon gesagt zeigen violette Eier eine Tendenz zur Parthenogenesis. Wenn man nun Tiere, die aus solchen Eiern entstanden sind, durch äußere ungünstige Faktoren zur Geschlechtlichkeit bringen könnte, würde man mit großer Wahrscheinlichkeit schließen können, dass dieses Resultat durch die Wirkung der äußeren Einflüsse hervorgebracht worden ist. Das ist aber nicht der Fall. Sowohl im Hunger wie in der Kälte bilden solche aus violetten Eiern hervorgegangenen Tiere nur Subitaneier. Der einzige Unterschied von *Simocephalus* ist, dass hier der Prozess der Degeneration und des Aussterbens, sowie alle Lebensäußerungen, schneller verlaufen, so dass man kaum bei etwas stärkerer Einwirkung eine zweite Generation bis zur Fortpflanzungsfähigkeit züchten kann. Es ist also unmöglich, hier umfangreichere Tabellen zu geben. Die einzelnen Fälle beweisen aber so viel wie die Tabellen von *Simocephalus*, da hier die Eifärbung erlaubt, die Geschlechtstendenz der Tiere mit großer Wahrscheinlichkeit vorherzusagen.

Jedenfalls ist von allen früheren Experimentatoren bis jetzt nicht bewiesen, dass eine äußere Wirkung in jeder Zeit möglich ist Die Experimente von Issakowitsch geben keinen solchen Beweis. Issakowitsch hat in seiner Kulturmethode drei Fehler gemacht: erstens hat er nicht Dauereier selbst gezüchtet, sondern er hat Tiere, die in einem größeren Zuchtglas des Instituts ausgeschlüpft

6) Auch die Abnahme in der Zahl der Tiere der Kultur XI ist bei diesem Fall nicht als ein Resultat des Wasserumtausches zu betrachten, da von den zwei Kolonien die XIII. in regelmäßiger Zunahme, die XI. in Abnahme in der Zahl der Individuen noch vor jener Einwirkung begriffen war.

waren, als Stammtiere für seine Kulturen verwandt, so dass er weder die genaue Zahl der Generationen, zu welchen seine Tiere gehören, noch die Zahl der vorausgegangenen Würfe angeben kann. Zweitens hat er nicht kräftige Tiere direkt aus dem Freien genommen, sondern solche, die in einem Zuchtglas unter unnatürlichen Bedingungen vielleicht in ihrer Organisation geschädigt waren. Und drittens hat er nicht für alle Kulturen, die er durchgeführt hat, auch Nebenkulturen unter normalen Bedingungen gehalten, um diese als Vergleichsmaterial zu verwenden, so dass man die innere Tendenz seiner Tiere nicht kontrollieren kann. Deshalb haben seine Experimente nur eine bedingte statistische Beweiskraft und bezeugen, dass die Fortpflanzungsweise der Daphniden nicht unabhängig von äußeren Faktoren ist. Aber wie groß die Wirksamkeit dieser Faktoren ist, kann man nicht aus seinen Resultaten schließen.

Nachdem wir nun den ersten Fall betrachtet haben, können wir zur Erörterung der zweiten übergehen: Wenn einmal die Tendenz zur Bildung von Männchen und Geschlechtsweibchen sehr stark geworden ist, so kann sie durch äußere Einwirkung nicht zurückgedrängt werden. Das konnte ich bei zwei Kolonien von *Moina* während der zwei letzten Generationen beobachten. Die Tiere hatten eine so starke Tendenz zur Sexualität und waren gleichzeitig so abgeschwächt, dass man auf keine Weise die Parthenogenesis zurückbringen konnte. Bei der geringsten Veränderung der Lebensbedingungen starben die Tiere ab, so dass es mir trotz aller Bemühungen nicht gelang, durch günstige Kulturbedingungen die parthenogenetische Fortpflanzung zurückzubringen und die Kolonie längere Zeit am Leben zu erhalten.

Ganz anders sind nun die Verhältnisse bei den mittleren Generationen und Geburten. Hier sind die Tiere so labil, dass wir durch Modifizierung der Kulturbedingungen einen ausschlaggebenden Einfluss ausüben können. Das kann durch einige Beispiele ersichtlich werden:

A. Aus einem Tier der III. Generation — bei einer kurzzyklischen Kolonie — habe ich von der zweiten Geburt 22 Weibchen aus violettblauen Eiern gehabt. Ich ließ 11 unter denselben Bedingungen (Zimmertemperatur), während ich die übrigen in ein neues Glas unter höherer Temperatur (22—24°) überführte. Von den ersten bildeten 5 Subitan-, 6 Dauereier; die letzten bildeten alle Subitaneier.

B. Aus der dritten Geburt desselben Tieres habe ich 13 Weibchen aus bläulichen Eiern gehabt. Ich ließ wieder acht unter denselben Kulturbedingungen (Zimmertemperatur) und brachte die anderen fünf in die Wärme und zwar zu spät, nur einen Tag vor

der Eibildung. Die ersten acht Tiere bildeten alle Dauereier, von den letzten ein Tier ein Dauerei. Die anderen vier aber Subitaneier.

C. Aus einem Tier der VII. Generation — bei einer aus einem anderen Dauerei gezüchteten stärkeren Kolonie — habe ich von der zweiten Geburt 18 Weibchen aus violettblauen Eiern gezüchtet. Ich ließ die eine Hälfte unter denselben Kulturbedingungen (Zimmertemperatur), während ich die andere Hälfte in die Kälte (8—10°) überführte. Die in der Zimmertemperatur gebliebenen Tiere bildeten alle Subitaneier, die anderen dagegen Dauereier.

D. Aus der dritten Geburt desselben Tieres habe ich 23 Weibchen aus violettblauen Eiern gehabt. Ich kultivierte 12 unter denselben Bedingungen (Zimmertemperatur) und brachte die anderen 11 in die Kälte. Von den ersten bildeten sechs Dauereier, sechs Subitaneier, während die letzten alle ohne Ausnahme Dauereier gebildet haben.

Dieselben Resultate haben mir die Experimente bei *Simocephalus* gegeben. Legte ich Massenkulturen mit Ausgangstieren an, die aus einer mittleren Generation stammten, so konnte ich immer nach einigen parthenogenetischen Geburten einige wenige oder mehrere Geschlechtstiere in der Zimmertemperatur oder in der Kälte bekommen. Wenn ich aber solche Kulturen von Anfang an in die Wärme brachte oder die Nachkommen einer jeden Geburt in neuen Gläsern mit reinem Wasser und reichlicher Nahrung getrennt züchtete, konnte ich die Tiere in parthenogenetischer Fortpflanzung erhalten.

Wenn wir nun alle diese experimentellen Tatsachen zusammenfassen, so müssen wir in jedem Zyklus drei Perioden unterscheiden.

Eine erste, die Periode der Parthenogenesis, bei welcher jede Spur von sexueller Tendenz fehlt. Hierher gehören die Tiere, die aus den ersten Generationen und den ersten Geburten der mittleren Generationen stammen. In dieser Periode, die bei *Moina* durch die violette Färbung der Subitaneier charakterisiert ist, kann man nicht durch äußere Einwirkung die Sexualität herbeiführen.

Eine zweite, die Periode des Übergangs von der Parthenogenesis zur Sexualität, bei welcher die Tiere äußerst labil sind. Hierher gehören die Nachkommen der mittleren Generationen und der ersten Geburten der späteren. In dieser Periode, die bei *Moina* durch die violettblaue Färbung der Subitaneier charakterisiert ist, kann man durch Kälte einen Ausschlag nach Seite der Sexualität, durch Wärme einen Ausschlag nach der Seite der Parthenogenesis erzielen.

Endlich eine dritte, die Periode der Sexualität, bei welcher jede Tendenz zur Parthenogenesis fehlt. In dieser Periode, zu der die späteren Nachkommen der späteren Generationen gehören und die sich bei *Moina* durch die blaue oder blautrübe Färbung der Eier charakterisiert, kann man nicht durch äußere Faktoren zu-

gunsten der Parthenogenesis wirken. Tiere, welche dieser Periode angehören, sind zur sexuellen Fortpflanzung unabänderlich bestimmt und gleichzeitig sehr abgeschwächt; das, was unsere Einwirkung in diesem Fall leisten kann, ist das Ende der erschöpften Kolonie zu beschleunigen.

München, den 27. Januar 1910.

Zur Biologie der Gattung Mindarus Koch.

Von Prof. Dr. O. Nüsslin (Karlsruhe).

(Schluss).

Das Vorkommen von Generationszwischenformen bei der Gattung *Mindarus* darf uns nicht erstaunen, da bei dieser Gattung, und zwar bei beiden Arten, die parthenogenetischen Generationen in bezug auf die Art ihrer Nachkommenschaft keineswegs streng fixiert sind. Obgleich die beiden Arten normal in dem Sinne trigenetisch und trimorph sind, dass im einzigen heterogenetischen Zyklus des Jahres (von April zu April) die drei Generationen Fundatrix, Sexuparafliege und Sexuales aufeinanderfolgen, kommt es doch gar nicht selten vor, dass sowohl die Fundatrix neben Sexuparen direkt Sexuales, als auch die Sexuparafliegen neben Sexuales auch parthenogenetische Weibchen erzeugen und zwar in der Weise, dass einzelne Fundatrices und Sexuparae ausschließlich nur Sexuales oder parthenogenetische Weibchen, oder aber beide gemischte zu erzeugen vermögen. Zuchtversuche einzeln eingezwingerter Weibchen sowohl, als insbesondere Schnitte durch konserviertes Material, oder Öffnung des letzteren haben dieses Ergebnis zu einem völlig gesicherten gemacht[15]).

Durch diese Anomalien in bezug auf die Fortpflanzungsprodukte der einzelnen Generationen kann selbstverständlich der Heterogoniezyklus Modifikationen im Sinne einer Kürzung oder Verlängerung, Verminderung oder Vermehrung der Generationen erfahren. Andererseits aber erklärt sich aus diesen Vorkommnissen, dass die parthenogenetischen Generationen auch in ihren morphologischen Charakteren nicht so scharf fixiert sind und dass Übergänge zwischen den beiden parthenogenetischen Generationen leichter auftreten als in anderen Gruppen der Pflanzenläuse mit streng gesondertem Fortpflanzungscharakter.

Das Vorkommen von Generationszwischenformen, welche bald mehr der Fundatrix, bald mehr der Geflügelten ähneln, ist dadurch unserem Verständnis viel näher gerückt.

---

15) Vgl. Nüsslin, Über eine Weißtannentrieblaus (*M. abietinus* Koch). Allgem. Forst- u. Jagdzeitg. 1899, S. 210, 211, und „Zur Biologie der Gattung *Chermes*", Biol. Centralbl. Bd. XXVIII, 1908, S. 337.

Aus der obigen Differentialdiagnose der beiden Arten *abietinus* und *obliquus* hatte sich ergeben, dass bei *obliquus* der Unterschied zwischen der Fundatrix und der Nymphe an sich, insbesondere in bezug auf die Anordnung der Wachsdrüsen geringer erscheint als bei *abietinus*. Daraus wird es a priori erklärlich, dass bei *obliquus* die „Zwischenformen" leichter entstehen können als bei *abietinus*, bei welcher Art dieselben seltene Ausnahmen darstellen.

Aller Wahrscheinlichkeit nach spaltet sich bei *M. obliquus* der normal trigenetische Zyklus von der 2. Generation an normal in zwei Parallelgenerationen, die einerseits zur Geflügelten, andererseits zu einer 2. Ungeflügelten, nämlich zur „Zwischenform" führen. Beiden Formen der 2. Generation sind aber normal nach ihrem Fortpflanzungscharakter Sexuparae. Während aber bei *M. abietinus* die Geflügelten die Geburtspflanze verlassen und an andere Tannen überfliegen, wo sie sich der Beobachtung, da sie keine Wachswolle abscheiden, leicht entziehen, bleiben bei *M. obliquus* die ungeflügelten Sexuparen leichter sichtbar, da sie während der Geburt der Sexuales massenhaft Wolle ausscheiden.

Außerdem scheint die aktive Lebensperiode bei *obliquus* etwas länger zu währen, da die „Zwischenformen" auch an den schon härter gewordenen Nadeln der Maitriebe von *Picea alba* zu saugen vermögen und dieselben in bläuliche Wolle einhüllen, während *abietinus* als Fundatrix und Nymphe nur an zarten Maitrieben lebt (s. o.).

5. Der Verlust der Wachsdrüsen beim Übergang von der Nymphe zur Imago.

Wie oben hervorgehoben wurde, ist es gerade die geflügelte Generation, welche bei *Mindarus* bis zum 4. Stadium der Nymphe einen besonderen Reichtum an Wachsdrüsen, und korrespondierend hiermit eine besonders üppige Entwickelung von Wachswolle zeigt. Während nun bei den Pemphiginen und bei *Phyllaphis* (Lachnide) die Wachsdrüsen in das 5. Stadium der Imago übernommen werden und die Fliegen ebenso Wachswolle ausscheiden wie die Nymphen, vollzieht sich bei *Mindarus* vor der letzten Häutung eine Rückbildung sämtlicher Wachsdrüsen, so dass die Fliege völlig nackt und glatt, auch gänzlich unbereift, erscheint.

Fig. 7 stellt einen Querschnitt durch die Nymphe von *M. abietinus* im 3. Stadium in der Gegend des 6. Hinterleibssegments dar, an welchem sich die dorsalen Spinal- und Pleuraldrüsen zu den gewöhnlichen Marginaldrüsen gesellen, welcher also die drüsenreichste Gegend des Körpers darstellt. Die Wachsdrüsen stoßen hier in der Quere nahezu aneinander. Fig. 7 gibt auch einen Begriff von dem erheblichen Zellen-, bezw. Nährstoffmaterial, welches durch die Rückbildung der Wachsdrüsen frei gemacht werden kann.

Fig. 8 zeigt nun die Gegend einer Wachsdrüse auf dem Längsschnitt durch eine Nymphe, welche sich gerade in dem Stadium der Rückbildung der Wachsdrüsen befindet.

Man sieht zu äußerst, halb von der Fläche, die gefelderte Chitindecke einer Drüse. Unter dieser Decke liegen nicht die großen Drüsenzellen wie in Fig. 7, sondern längliche flache Kerne einer sich neu schließenden Hypodermis, und in der Tiefe Kerne und Zerfallprodukte der ehemaligen Drüsenzellen. Die dunklen Punkte, teils in den Kernen, teils frei, sind Kernbestandteile, welche sich mit Methylenblau intensiv gefärbt hatten. Die Häufchen von Zerfallprodukten, welche

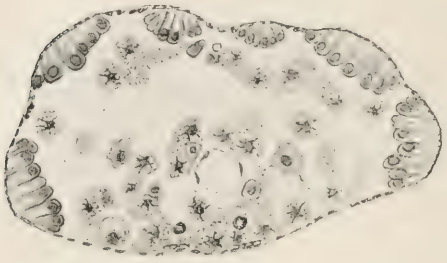


Fig. 7. *Mindarus abietinus,* Nymphe im 3. Stadium, Querschnitt durch das 6. Abdominalsegment. 140 : 1.

Man sieht die kleinen Spinaldrüsen sowie die gleichgroßen Pleural- und Marginaldrüsen. Auf der Ventralseite erkennt man median den Querschnitt des Enddarms sowie die Querschnitte der engen paarigen primären Eileiter. Das Lumen des Segmentes zeigt Gruppen der maschenartig gebauten Bindegewebszellen mit verästeltem Kern, außerdem 2 größere und mehrere kleinere Zellen mit abgerundetem Kern. Dorsal lässt sich zwischen den Spinaldrüsen das Rückengefäß erkennen.

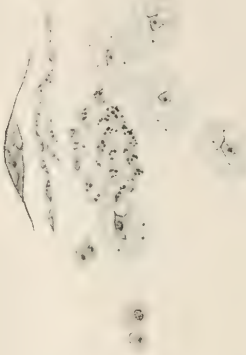


Fig. 8. *Mindarus abietinus,* Nymphe im vorgerückten 4. Stadium, medianer Längsschnitt, Randpartie der 6. Pleuraldrüse. Zu äußerst ein Stück der gefelderten Chitinkutikula dieser Drüse, darunter längliche Kerne der sich neu konstituierenden Hypodermis. Anstoßend eine Gruppe von Zerfallprodukten der Drüsenzellen, 5 große maschige Bindegewebszellen mit zackigem Kern und 4 kleine Zellen mit homogenem Plasma und rundlichem Kern. 140 : 1.

sich unter jeder der chitinigen Drüsenplatten finden, sind umgeben von großen Bindegewebszellen (Fettkörperzellen), welche einen zackigen Kern besitzen, dessen Zacken sich in das Maschengewebe der Zelle fortsetzen. Ein Vergleich dieser Zellform zwischen Fig. 7 und Fig. 8 zeigt die viel lockeren und größeren Maschen in Fig. 8, welche zugleich äußerst zart und durchsichtig erscheinen. Besonders hervorzuheben wäre, dass sowohl in den Zellkernen als auch in den Fäden des protoplasmatischen Netzes dieser Bindegewebszellen gleichfalls von Methylenblau gefärbte Partikel gelegen sind, während die Kerne selbst am Präparat durch Karmin gefärbt erschienen. Außer den maschigen Bindegewebszellen mit zackigem Kern finden

sich noch größere und kleinere Zellen mit abgerundetem Kern, die ersteren öfters mit Fortsätzen (Fig. 7).

In späteren Stadien der Nymphen sowie bei den Geflügelten sind die Zerfallprodukte der Wachsdrüsenzellen völlig verschwunden, auch die maschigen Bindegewebszellen und jene anderen Zellen lassen sich nur noch in äußerst verminderter Zahl zwischen den vergrößerten Embryonen entdecken. Es darf wohl als gesicherte Tatsache angesehen werden, dass die Zerfallprodukte der Drüsenzellen, geradeso wie vorher die Zellen des „Pseudovitellus" zum Wachstum der Embryonen verwendet wurden.

6. Die Vereinfachung des Darmtrakts bei dem Männchen der Gattung *Mindarus*.

Gegenüber den Pemphiginen (i. S. Mordwilko's), zu welchen *Mindarus* bisher gestellt wurde, unterscheidet sich die Geschlechtsgeneration dieser Gattung durch den Besitz von Mundwerkzeugen und Darm, wodurch sich *Mindarus* den höheren Aphiden nähert.

Bei dem amphigonen Weibchen von *Mindarus* lässt sich der Darmtrakt im Bau nicht von demjenigen der übrigen parthenogenetischen Weibchen unterscheiden. Er zeigt (Fig. 9) die enge Speiseröhre, welche, nach dem Durchtritt durch den Schlundring in fast rechtem Winkel umbiegend, gerade zum Magen verläuft, in dessen Lumen sich eine kurze Strecke einstülpend. Der Magen geht deutlich abgegrenzt in den übrigen Mitteldarm über, der 5—6mal geknickt bald nach vorn bald nach hinten verläuft. Der Enddarm ist im Fall der Fig. 9 stark erweitert.

Von diesem mit den Befunden bei allen weiblichen *Mindarus*-Generationen übereinstimmenden Verlauf des Darmtraktes weicht das Männchen sehr wesentlich ab, indem (Fig. 10) die Speiseröhre allmählich in den Mitteldarm übergeht, eine Magendifferenzierung ganz fehlt und der Mitteldarm gerade nach hinten verläuft. Diese Bildung erinnert an die gerade verlaufende Darmanlage bei Pemphiginen (Fig. 12), unterscheidet sich jedoch von den letzteren durch das der ganzen Länge nach vorhandene Lumen und die Funktionstüchtigkeit, während bei Pemphiginen (*Nidificus-poschingeri*) der Darm nur embryonal und in der Hauptsache nur als solider Zellstrang auftritt.

Nach dem Verhalten des Darmtrakts beim *Mindarus*-Männchen ist die Tendenz zur Vereinfachung der Organisation der Sexuales-Generation deutlich erkennbar. Dass sie nur beim Männchen in Erscheinung getreten ist, lässt sich aus der sexuellen Frühreife des Männchens leicht verstehen. Fig. 10 zeigt, dass der Hoden schon im Embryo geformte Spermatozoen besitzt, dass also die Spermatogenese von der selbständigen Nahrungsaufnahme des Männchens

nahezu unabhängig ist. Auch ist schon bei den männlichen Embryonen die Nahrungsmasse, welche von den maschigen Bindegewebszellen

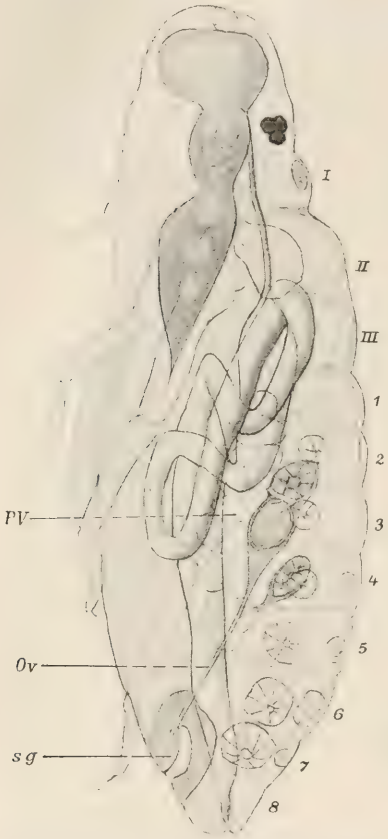


Fig. 9. *Mindarus obliquus*, ein Weibchen nach eben vollzogener 1. Häutung. Der mit enger Speiseröhre und mit deutlicher Magensonderung versehene, in mehreren Schlingen aufgerollte Darmtrakt deutlich erkennbar. Von den Genitalien ist der linke primäre Ovidukt (*Ov*), der zu 2 Eiröhren führt, der Pseudovitellus (*Pv*) und die mediane sekundäre Genitaleinstülpung zwischen 7. und 8. Segment sichtbar. Marginaldrüsen am Prothorax und 2. bis 7. Abdominalsegment, Pleuraldrüsen am 4. bis 7. Segment. Speicheldrüsen im Mesothorax. 140 : 1.

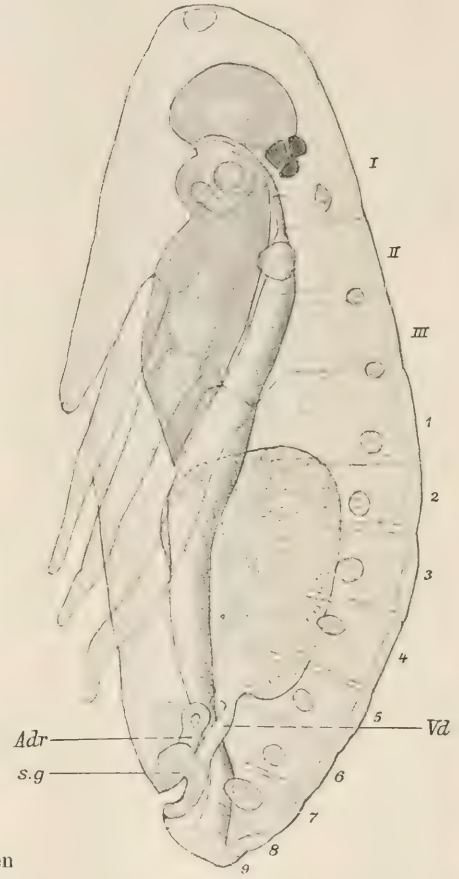


Fig. 10. *Mindarus abietinus*, männlicher Embryo aus einer Sexuparen entnommen. Der Darmtrakt verläuft fast gerade, die Magendifferenzierung fehlt. Im mächtigen noch unpaaren Hoden schon die Spermatozoen differenziert, teilweise paarige Samenleiter (*Vd*), paarige Anhangsdrüsen (*Adr*) und sekundäre Genitaleinstülpung sichtbar. Speicheldrüsen im Mesothorax (*II*). Marginaldrüsen vom Prothorax fortlaufend bis zum 7. Abdominalsegment. Scheiteldrüse. 120 : 1.

geliefert wird, frühzeitig zur Reifung des Hodens fast ganz aufgebraucht worden, weshalb die männlichen Embryonen frühzeitig durchsichtig erscheinen, während die weiblichen Embryonen zur

gleichen Zeit noch von trüben nahrungsreichen maschigen Bindegewebs- und von Pseudovitelluszellen gefüllt sind und daher dunkel und wenig durchsichtig erscheinen.

Das Männchen von *Mindarus* häutet sich und wächst rasch. Von seinen Genitalorganen haben nur die Anhangs-(Schleim-)drüsen eine bedeutendere Zunahme zu erfahren. Die Wachsdrüsen gehen beim Übergang ins letzte Stadium ebenfalls wie bei den Geflügelten verloren. Der Nahrungsbedarf durch selbständige Nahrungsaufnahme ist daher ein kleiner, der Darmtrakt konnte sich vereinfachen und hierdurch selbst Stoffe für das Wachstum der Genitalien opfern.

Das Weibchen von *Mindarus* hat mehrere große Eier zu entwickeln, außerdem gewaltige Kittdrüsen, eine wohlgebildete Samentasche und die für *Mindarus* charakteristischen ventralen Wachsdrüsen zu bilden. Es hat ein relativ langes Leben und ein erhebliches Wachstum. Es musste daher seinen Darmtrakt voll ausbilden, da es höchst unreif geboren wird.

In diesen Beziehungen steht das *Mindarus*-Weibchen den Pemphiginen fern und schließt sich den Lachninen und Aphidinen an. Wie langsam die Reife des Weibchens von *Mindarus* verläuft, zeigt das Weibchen der Fig. 9, welches bereits eine Häutung vollzogen hat und bei welchen nur die eine der linksseitigen Eiröhren ein differenziertes Ei, die andere noch indifferente Zellen im Endfach enthält.

7. Der Bau der Genitalorgane bei der Gattung *Mindarus*.

Zur Beurteilung der systematischen Stellung der Gattung *Mindarus* sei zunächst noch auf den eigenartigen Bau der männlichen Genitalorgane aufmerksam gemacht, insbesondere auf die proximale und distale Vereinigung der paarigen Samenleiter, während der Hoden sich später, wenn auch unvollständig teilt. Im Gegensatz hierzu steht die vollständige Trennung der paarigen Samenleiter bei Pemphiginen, für welche uns *Prociphilus nidificus-poschingeri* als Beispiel dienen soll (Fig. 12).

Die Samenleiter von *Mindarus* sind gegen den Hoden und gegen das Atrium zu vereinigt, divergieren jedoch im mittleren Verlauf, eine breite Spalte bildend, durch welche der Enddarm hindurchzieht. Bei *Prociphilus* verlaufen die Samenleiter im ganzen Verlauf paarig, rechts und links von dem zum Zellstrang gewordenen rudimentären Enddarm gelegen (Fig. 12).

Wenn schon hierin ein wesentlicher anatomischer Unterschied liegt, so erscheinen die Differenzen in bezug auf die Bildung der Schleimdrüsen noch bedeutender! Bei *Mindarus* sind die Schleimdrüsen abgesonderte Bildungen und zwar schon in der embryonalen Anlage (Fig. 10, *Adr*). Im reifen Zustand werden sie zu nahezu kugeligen Gebilden, die auf dicken Stielen (Ausführgängen) dem

Atrium aufsitzen (Fig. 11). Bei *Prociphilus* sind die Schleimdrüsen nur Erweiterungen der Samenleiter selbst (Fig. 12).

Als weiteren Unterschied in bezug auf die männlichen Genitalien sei hier noch kurz erwähnt, dass bei *Mindarus* eigentliche Penisbildungen fehlen, das männliche Atrium wird röhrenartig aus-

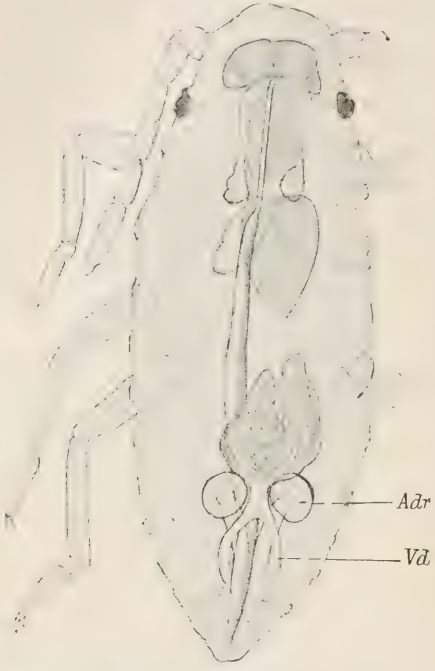


Fig. 11. *Mindarus abietinus*, Männchen im 3. Stadium, vor der letzten Häutung stehend, vom Rücken gesehen. Im Hoden liegen reife aufgerollte Spermatozoen. Der Hoden setzt sich in einen zunächst unpaaren Samenleiter fort, der sich bald gabelt (*vd*), den Enddarm durchlassend, und dann wieder vereinigt. Die jetzt vollentwickelten Anhangsdrüsen (*Adr*) am inneren Ende kugelig erweitert münden mit breiten paarigen Ausführgängen ventralwärts getrennt im männlichen Atrium. Darm, Speicheldrüsen und die in Rückbildung begriffenen Wachsdrüsen sichtbar. 130 : 1.

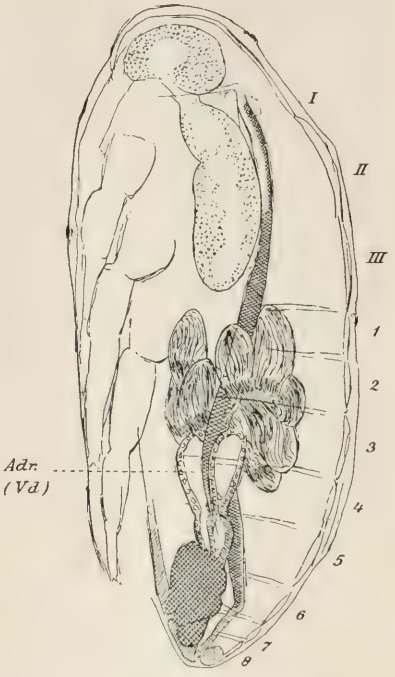


Fig. 12. *Prociphilus nidificus-poschingeri*, männlicher Embryo. In den büschelig abgeteilten Hoden geformte Spermatozoen, deren gefärbte Köpfchen erkennbar sind. Zwei getrennte Samenleiter, deren oberer Abschnitt sekretorisch wirkt und zu einer Art Schleimdrüse geworden ist (*Adr*). Der Darm zieht zwischen dem linken und rechten Samenleiter und den Hodenpartien hindurch und ist mit Ausnahme des vordersten Teiles, der ein Lumen besitzt, ein solider zelliger Strang. Der Embryo liegt in seiner Hülle. 120 : 1.

gestülpt, bei *Prociphilus* sind dagegen chitinisierte spangenartige Penisgebilde vorhanden, auch scheint hier eine Art Präputialsack vorzukommen, welcher taschenartig ausgestülpt werden kann.

Wie die männlichen Genitalorgane von *Mindarus* einen wesentlich anderen Bauplan zeigen als die gleichnamigen Organe bei Pemphiginen, so auch die weiblichen.

Schon der weibliche Embryo zeigt bei *Mindarus* eine größere Zahl von Eiröhren (Endfächer), bei *obliquus* 4–6, bei *abietinus* das doppelte und darüber, bei *Prociphilus* sind ähnlich wie bei dem amphigonen Weibchen der Chermesinen nur zwei meist ungleiche Eiröhren vorhanden, von denen immer nur die eine zur Entwickelung gelangt, die andere sehr bald resorpiert wird. Das *Mindarus*-Weibchen legt mehrere Eier, *Prociphilus* immer nur ein Ei. Dieses eine Ei ist schon im Mutterleib der Sexuparen weit über die halbe Größe herangereift, während bei *Mindarus* (Fig. 9) selbst nach der ersten Larvenhäutung noch ganz undifferenzierte Endfächer vorhanden sein können.

Das *Prociphilus*-Ei kann auf Kosten der Zellen im Endfach und der Nährstoffe der Pseudovitellus zur vollen Größe ohne jegliche Nahrungsaufnahme heranwachsen, während die Reifung der *Mindarus*-Eier reichliche Nahrungsaufnahme von seiten der Mutter beanspruchen (s. o.).

Während bei *Mindarus* sich geräumige Kittdrüsen und eine große Samentasche entwickeln[16]), sind diese Organe als gesonderte Bildungen bei *Prociphilus* nicht nachweisbar. Es findet sich hier nur ein unpaarer Eileiter ohne Anhangsorgane.

Die für *Mindarus* so typischen ventralen Wachsdrüsen der gamogenetischen Weibchen fehlen bei den Pemphiginen, deren Ei von dem Weibchen verborgen untergebracht wird, wobei sich das Weibchen selbst an diese Stelle begibt. Zuletzt wird die Haut des Weibchens über das relativ riesige Ei von hinten nach vorn zusammengezogen und das völlig eingeschrumpfte Weibchen, jetzt viel kleiner als das Ei, sitzt seinem vorderen Ende noch kurze Zeit an.

Bei *Mindarus* werden die Eier in größeren Zwischenräumen abgelegt und zwar frei und äußerlich, dafür jedoch geschützt durch eine Palisadendecke aus Wachsfäden[17]).

Die Schilderung der von Pemphiginen so abweichenden Verhältnisse im Bau der männlichen und weiblichen Genitalorgane bei *Mindarus* war als ein weiterer Beleg für unsere obige Auffassung über die systematische Stellung dieser Gattung an dieser Stelle zur Darstellung gebracht.

8. Das Prinzip der Sparsamkeit bei den Pflanzenläusen, insbesondere bei der Gattung *Mindarus*.

An dieser Stelle interessieren uns besonders diejenigen Fälle, in denen das Prinzip der Sparsamkeit zu partiellen Einschränkungen führt, zu Vereinfachungen oder Verkümmerungen einzelner Organe

16) Vgl. 1. Fig. 2 S. 481.
17) Vgl. 1. Fig. 4 S. 483.

oder zu Einrichtungen zum Zwecke der Verbesserung und Vermehrung anderer.

Diese Vorkommnisse finden sich vielfach bei den Pflanzenläusen. Gerade die obigen Betrachtungen, welche die Gattung *Mindarus* betreffen, lieferten hierfür einleuchtende Beispiele.

1. Sobald die Pflanzenlaus am Wirte sesshaft wird, werden Bewegungs- und Orientierungsorgane mehr oder weniger rückgebildet (eingespart). Vor allem gehen die Flugorgane verloren, mit ihnen mehr oder weniger die zusammengesetzten Augen, welche meist nur den fliegenden Insekten eigen sind. Mit den Flügeln werden die Flugmuskeln, mit den zusammengesetzten Augen die betreffenden Gehirnteile zurückgebildet. Auch die Fühler können reduziert werden und ebenso die daran befindlichen Riechorgane. Mit Flügeln und Flugmuskeln bilden sich die betreffenden Körpersegmente, Mittel- und Hinterbrust, zurück. Das Tier erhält eine wesentlich veränderte Gesamtgestalt. Da aber die gleichen Nahrungsquellen wie für das flugfähige Insekt (die Generation) zur Verfügung stehen, wird die Nahrung für andere Zwecke, für die Produktion von Eiern verwendet. Infolgedessen erscheint der die Eier erzeugende Körperteil, der Hinterleib, enorm vergrößert. In zweiter Linie wird auch in bezug auf die Beine gespart, die flugunfähige Pflanzenlaus hat auch kleinere Beine.

2. Neben den Einsparungen, die infolge des Sesshaftwerdens der parasitischen Pflanzenläuse vor sich gehen, kommen insbesondere Ersparnisse in Betracht, die durch die Vereinfachung der Fortpflanzungsweisen erzielt werden. Die Zweigeschlechtlichkeit stellt zwar in Tier- und Pflanzenreich die Regel dar, sobald Tiere und Pflanzen überhaupt über die Fortpflanzung durch Teilung und Knospung fortgeschritten sind. Trotzdem erscheint die Zweigeschlechtlichkeit keineswegs als eine unbedingte Naturnotwendigkeit, sie kann bei Parasiten deshalb wieder mehr oder weniger rückgebildet werden.

Überall da, wo bei einer Pflanzenlaus innerhalb der Saison mehrere Generationen auftreten, bleibt die Zweigeschlechtlichkeit nur bei einer Generation (der amphigonen oder gamogenetischen Generation) erhalten, während die anderen Generationen eingeschlechtlich werden. Die eingeschlechtlichen Generationen sind immer weiblich (parthenogenetisch), weil ohne Ei keine geschlechtliche Fortpflanzung möglich ist, wohl aber ohne das männliche Element. Es entstehen auf solche Weise Generationsketten, in denen parthenogenetische Generationen mit einer amphigonen Generation abwechseln, sogen. Heterogonien.

Bei allen Pflanzenläusen im engeren Sinne außer den Schildläusen ist die Heterogonie zur Regel geworden.

Der Vorteil der Heterogonie ist bedeutend. Die parthenogenetische Generation kann alle die Einrichtungen, welche das amphigone Weibchen braucht, einsparen. Es braucht keine Organe, welche der Begattung dienen (Begattungstasche, Samentasche) und ist in bezug auf die Fortpflanzung unabhängig von den Zufällen der Begattung geworden, was einen enormen Zeitgewinn bedeutet.

Anfangs wechseln nur wenige parthenogenetische Generationen mit einer amphigonen ab, dann werden es immer mehr parthenogenetische Generationen, und zuletzt wird auch die einzige amphigone Generation überflüssig, erscheint zunächst nicht mehr alljährlich und geht zuletzt ganz verloren, so dass aus rein parthenogenetischen Zyklen parthenogenetische Arten entstehen können.

Es steht außer Zweifel, dass eine Anzahl von Chermesinen-Arten sich heute ausschließlich parthenogenetisch fortpflanzen. Wir wissen auch, dass der Verlust der amphigonen Fortpflanzung sich in stufenweise weiterschreitender Genese vollzieht.

So finden sich bei *Dreyfusia nüsslini* zwar noch alljährlich Weibchen und Männchen einer amphigonen Generation, diese ist aber impotent geworden, es kommt nicht mehr zur Bildung eines befruchteten entwickelungsfähigen Eies. Bei *Pineus strobi* gibt es zwar noch eine sexupare Generation, sie geht jedoch vor der Erzeugung der Sexuales zugrunde, und bei *Dreyfusia piceae* ist auch die sexupare Generation ausgefallen, hier blieben nur noch flügellose Exsulantengenerationen übrig.

Es gibt Autoren, welche sich gegen die Anerkennung des definitiven „ewigen" Ausfalls der Gamogenese und gegen die Möglichkeit der Entstehung rein parthenogenetischer Kategorien (Spezies) erklärt haben. So der ausgezeichnete Chermesinensystematiker C. Börner. Er musste aber zugeben, dass jene Formen sich heute (ortsweise) ausschließlich parthenogenetisch fortpflanzen, ja er gesteht sogar zu, dass die parthenogenetische Fortpflanzungsweise solcher Formen Jahrhunderte hindurch denkbar sind. Aber irgendwann oder irgendwo müssten sie zur Gamogenese zurückkehren, weil die zweigeschlechtliche Fortpflanzung eine phylogenetisch uralte Einrichtung sei. So Börner.

Ich möchte es dagegen für viel wahrscheinlicher halten, dass diese parthenogenetischen Arten eher überhaupt aussterben, als dass sie nach Jahrhunderten wieder zur Gamogenese zurückkehren. Den Grund für diese Auffassung suche ich in der steigenden Rückbildung und Verkümmerung der amphigonen Generation selbst. Während die parthenogenetischen Generationen an Größe und Fruchtbarkeit zunehmen, und häufig neben flügellosen Generationen solche von vollkommenstem Imagocharakter erzeugen können, wie dies insbesondere bei den zur Wanderung von Pflanze zu Pflanze bestimmten „Migrantes alatae"-Generationen der Fall zu sein pflegt, ist die

amphigone Generation mit dem Auftreten der Parthenogenese und Heterogonie zu einem allmählich von Stufe zu Stufe fortschreitenden Herabsinken der Organisation verurteilt. Zuerst wird das amphigone Weibchen flügellos, während das Männchen noch Flügel besitzt (viele Aphidinen), dann werden Weibchen und Männchen flügellos (alle Pemphiginen, alle Phylloxeriden), darauf nimmt die Größe der amphigonen Geschlechter ab: es entstehen Zwerg-Männchen, oder Zwerg-Männchen und Zwerg-Weibchen, und zuletzt sinkt die Organisationshöhe, indem die Mundteile und der Darmtrakt verkümmern und zuletzt verloren gehen (viele Pemphiginen). In bezug auf die Vereinfachung oder die Rückbildung der Ernährungsorgane zeigt das Männchen häufig einen Vorsprung vor dem Weibchen (*Mindarus*), während in bezug auf die Rückbildung der Flügel umgekehrt das Weibchen vorangegangen war. Es ist dies leicht zu erklären, da das Männchen immer beweglicher sein muss als das Weibchen, aber für die Anlage seiner winzigen Samenzellen keiner selbständigen Nahrungsaufnahme bedarf. Bei *Mindarus*, bei welcher Gattung das Weibchen noch mehrere Eier ablegt, ist der Darmtrakt des amphigonen Weibchens nicht von dem des parthenogenetischen Weibchens zu unterscheiden, das Männchen hat dagegen einen geraden kurzen Darmtrakt, besitzt meist schon im Mutterleibe geformte Spermatozoiden und vollzieht seine Häutungen in wenigen Tagen.

Bei Pemphiginen ist der Darmtrakt beim frisch geborenen Männchen und Weibchen verloren gegangen oder nur noch in Form von rudimentären Zellsträngen vorhanden, im Embryonalleben kommen jedoch noch Lumina an gewissen Stellen des Darmes vor.

So sind die gamogenetischen Geschlechtsindividuen zuletzt zu denkbarst kleinen und in der Organisation herabgesunkenen Personen geworden. Die Sparsamkeit der Natur hat damit die Reduktion der zweigeschlechtlichen Sexualität auf die äußerste Spitze getrieben. Die heute geborenen Sexuales häuten sich von Tag zu Tag, oft innerhalb weniger als 24 Stunden (Pemphiginen), das einzige Ei ist hier nach kaum einer Woche „abgelegt", d. h. die weibliche Haut wird über dem rasch herangewachsenen Ei abgestreift.

Liegt da nicht die Frage und der Gedanke nahe, dass die Sexualpersonen zuletzt an ihrer fortschreitenden Degeneration zugrunde gehen? Sollte es ein Zufall sein, dass überall da, wo zwerghaft gewordenen Männchen (z. B. bei Rotatorien, Cirrhipedien) vorkommen, oder wo Heterogonie Regel ist (z. B. bei Phyllopoden, Gallwespen) einzelne Arten bekannt geworden sind, bei denen die Männchen sehr selten sind oder überhaupt fehlen, ähnlich wie bei Chermesiden die ganze amphigone Generation bei manchen Arten tatsächlich nicht mehr vorkommt?

Das Motiv für alle diese Erscheinungen einer regressiven Metamorphose der Geschlechtsgenerationen und der Geschlechtspersonen ist Sparsamkeit, die Bedingungen, unter welchen dieses Prinzip in so erstaunlicher Mannigfaltigkeit und mit solch gesteigerter Intensität in Erscheinung zu treten vermag, sind in dem sesshaften Parasitismus gegeben. Die Energien, welche unter den Bedingungen des sesshaften Parasitismus sich auszulösen vermögen, mussten sich in der Richtung der Fortpflanzung, bezw. Vermehrung äußern, andere Möglichkeiten sind oft nicht gegeben. Die Ernährung, d. h. der Nahrungserwerb ist dem sesshaften Parasit so leicht gemacht, dass Betätigungen von Bewegungs- und Sinnesenergien zeitweise ganz ausgeschlossen sind. Für ganze Generationen kommt nur die Bewegung vom Ort des Eies zum Ort des Saugens in Betracht, dieser ist nur vom jüngsten Larvenstadium zurückzulegen und oft ein sehr kurzer.

Für diese erste Jugendzeit hat die Natur die Möglichkeit für eine Betätigung motorischer und sensibler Energie geboten, und in der Tat sind die Junglarven nicht selten äußerst mobil und vereinzelt sogar mit besonderen nur im 1. Larvenstadium auftretenden Sinnesorganen (Sinnespolster der Junglarven von *Prociphilus nidificus-poschingeri*) ausgestattet. Ist der Ort der Saugtätigkeit erreicht, so kann ihn die Pflanzenlaus in Fällen nicht mehr verlassen, sie ist bei Nahrungsarmut infolge von Überfüllung zum Darben (Kümmerformen) und selbst zum Hungertod verurteilt, weil die Bewegungsorgane durch ihre Verkümmerung den schweren Körper nicht von Ort zu Ort zu tragen vermögen.

Nur einzelne Generationen machen hiervon eine Ausnahme, es sind die zu Imagines heranwachsenden Generationen, deren Bewegungs- und Sinnesorgane von Häutungs- zu Häutungsstadium sich vervollkommnen, Generationen, denen die Verbreitung der Spezies von Ort zu Ort, von Pflanze zu Pflanze obliegt.

Dass aber auch bei diesen vollkommenen Imagogenerationen Rückbildungen vorkommen können, lehrt uns *Mindarus*, bei welcher Gattung kurz vor der Umbildung der Nymphe zur Imago die vollkommene Rückbildung der mächtigen Wachsdrüsen stattfindet, sei es zugunsten der Entwickelung der Nachkommen, sei es zugunsten der Imago selbst, zum Zwecke der Festigung ihrer Chitinkutikula und zur Erzeugung der Hautpigmente. Während in diesem Falle zum Zwecke der Erreichung des Imagostadiums, gleichsam im letzten Augenblicke, nahe am Schluss der Nymphenperiode, Organe geopfert werden, um Nährstoffe (Baustoffe für die Imago) flüssig zu machen, zeigen uns die bei *M. obliquus* geschilderten Vorkommnisse ein gerade entgegengesetztes Phänomen: die Opferung des Imagostadiums selbst kurz vor dem Ende der Nymphenperiode und den Rückschritt von der schon erreichten Höhe der letzten

Nymphenstufe zu fundatrixähnlichen Zwischenformen, wobei schon gebildete Organe (Flügelmuskeln, Flügelanlagen) wieder aufgelöst werden.

Wir haben oben wahrscheinlich zu machen gesucht, dass diese Rückbildungen mit Rücksicht auf die fremdländische Wirtspflanze im Interesse der Art gelegen sein konnte und deshalb solche Fortschritte gemacht hat, dass sie erblich und in frühere ontogenetische Stufen zurückverlegt wurde.

Das Prinzip der Sparsamkeit hatte in allen bisher erwähnten Fällen in partieller Richtung sich geltend gemacht, in dem Sinne, dass einzelne Organe oder Einrichtungen zugunsten anderer geschmälert oder geopfert wurden.

Die Pflanzenläuse liefern jedoch auch zahlreiche Beispiele für die gleichförmige Wirkung des genannten Prinzips auf alle einzelnen Teile und Organe eines Individuums oder einer Generation. Es gibt individuelle Kümmerformen, es gibt aber auch ganze Kümmergenerationen.

Im ersteren Falle sehen wir ein ausnahmsweises und gelegentliches Auftreten einzelner Kümmerer unter dem Einfluss der Ungunst der Verhältnisse des Wirts oder der Überfüllung und Nahrungskonkurrenz.

Im zweiten Fall handelt es sich um regelmäßige Erscheinungen, welche insbesondere mit der Jahreszeit, dem Klima oder der Höhenlage ursächlich zusammenhängen. Auch die Saftverhältnisse der Wirte sind verschiedene im Frühjahr, Hochsommer und Herbst. Es ist deshalb die Annahme naheliegend, dass die Generationen des Frühjahrs üppiger gedeihen, größer und fruchtbarer werden können als die späteren, die letzteren sind den ersteren gegenüber normale Kümmerformen.

Ebenso sind die Orte am Wirt verschieden in bezug auf den Nahrungsreichtum. Parallele an verschiedenen Wirtsarten lebende Generationen werden hierdurch verschieden gedeihen. Die minder begünstigten werden zu normalen Kümmerformen. Insbesondere die Chermesinen liefern viele Beispiele. Bei *Aphrastasia pectinatae* ist die Exsulans aestivalis gegen die allgemeine Regel größer und fruchtbarer als die Exsulans vernalis, weil letztere an den saftigen Nadeln des jungen Maitriebs, erstere an vorjährigen Nadeln zur Entwickelung kommt. Die Rinde junger Triebe ist stets nahrungsreicher als die Nadeln, den Rindengenerationen des Frühjahrs gegenüber (Vernales von *Dreyfusia nüsslini*, *Cnaphalodes strobilobius*) verhalten sich deshalb die entsprechenden Aestivales als normale Kümmerformen. Besonderen Nahrungsreichtum liefern die Gallen, weshalb die an Nadeln entstehenden Sexuparae stets als normale Kümmerer erscheinen gegenüber den in Gallen entstehenden Migrantes alatae.

Nachträge zum sozialen Parasitismus und der Sklaverei bei den Ameisen[1]).

(Zugleich 177. Beitrag zur Kenntnis der Myrmekophilen.)

Von E. Wasmann S. J. (Luxemburg).

1. Pleometrose und Allometrose.

(Zu 1909, S. 594 u. S. 663, Anm. 2.)

Unter „Pleometrose" verstehe ich das Vorkommen mehrerer Königinnen derselben Art oder Rasse in einer Kolonie; als „Allometrose" dagegen bezeichne ich mit Forel das Vorkommen von Königinnen verschiedener Arten oder Rassen in einer Kolonie.

Sowohl die Pleometrose als die Allometrose umfassen verschiedene Formen, welche der Klarheit halber unterschieden werden müssen:

I. Pleometrose:

1. Primäre Pleometrose: Allianz von zweien oder mehreren Weibchen derselben Art und Rasse bei Gründung einer Kolonie.

Wenn man in ganz jungen Ameisenkolonien mehrere Königinnen trifft, so liegt wohl fast immer primäre Pleometrose vor. Beispiele: 2 Königinnen in einer jungen *fusca*-Kolonie bei Luxemburg (1909, S. 663). Ein noch auffallenderes Beispiel von primärer Pleometrose ist das Folgende.

Am 29. September 1909 fand ich auf der Höhe von Pulvermühl bei Luxemburg unter einem Steine in einer kleinen, nur $2^1/_2$ cm tiefen und $1^1/_2$ cm weiten Erdhöhle fünf Königinnen von *Lasius flavus* beisammen mit ihren Eierklumpen. 4 Königinnen lebten noch und saßen, mit den Köpfen einander zugekehrt, um die Eierklumpen. Von der 5. lag nur der abgetrennte Hinterleib in der Höhle, der Vorderkörper vor derselben. Wahrscheinlich war sie von den übrigen Weibchen im Kampfe getötet worden. Die 4 Königinnen samt den Eierklumpen wurden mitgenommen und in eine Glasröhre mit feuchter Erde gesetzt, welche Raum genug für 4 verschiedene, kleine Nesthöhlen bot. Aber auch hier gruben sie sich wieder eine gemeinschaftliche Nesthöhle und saßen dort beisammen, ohne an die Oberfläche zu kommen. Ihre Stellung zu-

1) Siehe Biol. Centralbl. 1905, Nr. 4—9 u. 19: Ursprung und Entwickelung der Sklaverei; 1908, Nr. 8—13 u. 22: Weitere Beiträge zum sozialen Parasitismus und der Sklaverei; 1909, Nr. 19—22: Über den Ursprung des sozialen Parasitismus, der Sklaverei und der Myrmekophilie bei den Ameisen. — Wenn bei Literaturangaben in der folgenden Arbeit nur die Jahreszahl gesetzt wird, bezieht sich das Zitat stets auf das Biologische Centralblatt. — Da das Manuskript dieser Arbeit schon vor einem halben Jahre eingesandt worden war, habe ich die späteren Ergänzungen durch Klammern kenntlich gemacht.

einander blieb konstant die nämliche: den Hinterleib nach oben, den Kopf nach unten gerichtet, wo die Eierklumpen lagen, saßen sie enge beisammen. Bis zum Anfang Januar 1910 blieb das Bild dasselbe. Dann erschienen die ersten Larven. Am 11. Januar hatten die 4 Königinnen sich in 2 Gruppen von je 2 getrennt, von denen jede Gruppe einen Klumpen kleiner Larven bewachte und pflegte. [Später vereinigten sie sich wieder. Im April 1910 waren kleine Arbeiterkokons vorhanden, Anfang Mai erschienen die ersten Arbeiterinnen.]

Da man bei *Lasius flavus* ebenso wie bei *niger* fast immer nur eine alte Königin in jeder Kolonie trifft, muss im Falle einer primären Pleometrose später eine Spaltung in mehrere Kolonien eintreten; oder es muss durch Kämpfe der Königinnen untereinander die Einzahl derselben hergestellt werden, wie es v. Buttel und Mràzek bei *Lasius niger* beobachtet haben.

2. Sekundäre Pleometrose: Mehrheit der Königinnen derselben Art und Rasse in einer Kolonie, die erst nachträglich zustande kommt, und zwar entweder:

2a. Durch Nachzucht von Weibchen der eigenen Kolonie, deren Befruchtung in oder nahe beim Neste stattgefunden hat.

Dieser Fall ist besonders häufig bei *Formica rufa*, *pratensis*, *sanguinea*, *fusca*, *Tapinoma erraticum*, *Myrmica scabrinodis* und *laevinodis* etc. Ferner auch bei vielen ausländischen Ameisen, z. B. bei *Prenolepis longicornis* in Ostindien nach Assmuth[2]).

2b. Durch Adoption von Weibchen aus fremden Kolonien derselben Art und Rasse.

Dieser Fall dürfte besonders bei *Formica rufa* nicht selten sein, da hier die Aufnahme fremder Königinnen nach meinen Versuchen relativ sehr leicht erfolgt. Falls die aufgenommenen Weibchen zu derselben Rasse gehören, kann man es selbstverständlich einer *rufa*-Kolonie in freier Natur nicht ansehen, ob die Mehrzahl ihrer Königinnen durch a oder durch b entstand. Leichter ist die Entscheidung, wenn die Königinnen verschiedenen Rassen derselben Art angehören, während die Arbeiterinnen nur von einer Rasse sind, z. B. bei den 7 Königinnen der *pratensis*-Kolonie Nr. 4 bei Luxemburg, unter denen 5 *pratensis*-Königinnen, 1 *rufa*- und 1 *truncicolo-pratensis*-Königin sich befand, während die Arbeiterinnen nur *pratensis* waren; die 2 letzteren Weibchen mussten demnach aus einer späteren Adoption stammen. Diese Fälle gehören jedoch nicht mehr zur Pleometrose, sondern bereits zur Allometrose (II, 2a).

Bei *F. fusca* halte ich trotz der Häufigkeit ihrer polygynen Kolonien (1909, S. 594) die Erklärung der Pleometrose durch

2) Einige Notizen über *Prenolopis longicornis* Ltr. (Ztschr. f. wiss. Insektenbiologie 1907, Heft 10—12).

Adoption für einen seltenen Ausnahmefall, da nach meinen Versuchen die Aufnahme einer fremden *fusca*-Königin nur sehr schwer erfolgt, falls die Kolonie nicht bereits weisellos ist. Dagegen glaubt Schimmer[3]) eine polygyne Kolonie von *F. rufibarbis* Var. *fusco-rufibarbis*, welche 15 Königinnen mit nur 20—30 Arbeiterinnen enthielt, durch nachträgliche Adoption von Weibchen aus fremden Kolonien erklären zu müssen, zumal die Färbung und Zeichnung derselben sehr beträchtliche Verschiedenheiten aufwies und manche darunter der hellen reinen *rufibarbis* i. sp. anzugehören schienen.

Die oft große Zahl der alten, meist aber mageren Königinnen in solchen *sanguinea*-Kolonien, welche durch die *Lomechusa*-Zucht degeneriert sind, ist zum größeren Teil aus der nachträglichen Konzentration ehemaliger Zweigkolonien zu erklären[4]), zum kleineren Teil wohl auch durch die Aufnahme fremder Weibchen in der erheblich geschwächten Kolonie.

2c. Durch Allianz von verschiedenen Kolonien derselben Art und Rasse.

Am 18. September 1909 richtete ich ein dreifach zusammengesetztes Nest ein, indem ich in ein kleines Janet-Nest, das zwei größere und eine kleinere Kammer besaß, die untereinander nur durch enge Gänge verbunden waren, folgende Kolonien einwandern ließ: in die große Kammer (a) eine kleine *fusca*-Kolonie mit einer großen Königin; in die große Kammer (b) eine andere kleine *fusca*-Kolonie mit einer kleinen Königin; in die kleine Kammer (c) endlich eine schwache Kolonie von *Myrmica laevinodis*. Die Verbindungen der Kammern untereinander waren durch kleine Korkstücke unterbrochen. Letztere wurden allmählich von den *fusca* durchnagt. Die *Myrmica* wurden hierauf von den *fusca* zum größten Teile getötet; nur ein kleiner Teil blieb in einer Ecke der Kammer (c) von Erdmauern eingeschlossen. Die beiden *fusca*-Kolonien bekämpften sich, aber nicht heftig, einige Wochen lang. Allmählich trat indifferente Duldung ein und schließlich vereinigten sie sich zu einer Kolonie, die nun zwei Königinnen hatte. Nach 10 Tagen begann die Misshandlung der großen Königin, die zur Kolonie (a) gehört hatte. Am 27. Oktober waren beide Kolonien in die Kammer (b) übergesiedelt, wo die Kolonie mit der kleinen Königin früher allein gewohnt hatte. In der Kammer (a) waren nur 3 *fusca* zurück geblieben, welche die große Königin an Fühlern und Beinen umherzerrten. Am 6. November war letztere getötet und ihr Hinterleib vom Rumpfe getrennt. Kämpfe der beiden *fusca*-Weibchen untereinander habe ich nicht gesehen: die Beseitigung der Königin (a)

3) Beitrag zur Ameisenfauna des Leipziger Gebietes (Sitzungsber. Naturf. Ges. Leipzig XXXV, 1908, S. 11—20), S. 19.

4) Vgl. Die Ameisen u. Ameisengäste v. Luxemburg III, 1909, S. 52.

erfolgte hier durch die Arbeiterinnen, ob durch jene von (a) oder von (b), ließ sich nicht entscheiden, da sie von derselben Größe waren; wahrscheinlich aber geschah es durch diejenigen der ursprünglich fremden Kolonie (b). — Dieser Versuch war angestellt worden, um die Beziehungen von 4 *Atemeles emarginatus*, die bei den *Myrmica* (c) wohnten, zu den *fusca* im Herbste zu studieren, worüber an anderer Stelle. Hier wurde er nur erwähnt als Beispiel einer vorübergehenden sekundären Pleometrose, welche durch die Allianz zweier benachbarter *fusca*-Kolonien herbeigeführt worden war.

In freier Natur ist diese Form der Pleometrose selbstverständlich schwer zu konstatieren, zumal eine Allianz zwischen verschiedenen Kolonien derselben Art und Rasse nur selten vorkommt.

II. Allometrose:

1. Primäre Allometrose: Allianz zwischen Weibchen verschiedener Arten oder Rassen bei Gründung einer gemischten Kolonie.

1a. Allianz zwischen Weibchen verschiedener Arten.

Dieser Fall liegt vor als wahrscheinlichste Erklärung für die Gründung der gemischten Kolonien von *Strongylognathus testaceus* mit *Tetramorium caespitum* (Wasmann, 1891)[5]). Es ist dies das einzige bisher bekannte Beispiel einer gesetzmäßigen primären Allometrose. Bei *Formica sanguinea* kann, wie eine Beobachtung Viehmeyer's (siehe unten im 2. Teil dieser Arbeit) nahelegt, manchmal ihre Koloniegründung mit *F. fusca* ebenfalls durch primäre Allometrose erfolgen.

1b. Allianz von Weibchen verschiedener Rassen bei der Koloniegründung.

Vielleicht sind auf diesem Wege manche der gemischten Kolonien von *Formica rufa* mit *truncicola*, *rufa* mit *pratensis*, *pratensis* mit *truncicola* zu erklären. Hierher gehört z. B. eine Kolonie *truncicolo-pratensis*, welche Forel 1875 erwähnt (Etudes myrmécologiques en 1875, Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat. XIV, p. 59). Auch eine bei Exaten (Holl. Limburg) 1889 von mir beobachtete *rufo-truncicola*-Kolonie ließe sich so erklären, zumal in jener Kolonie im April etwa 25—30% der großen Arbeiterinnen die reine *truncicola*-Färbung besaßen, im September desselben Jahres nur etwa 5%; dies scheint auf die Anwesenheit zweier, ungefähr gleichalteriger Königinnen, einer von *rufa* und einer von *truncicola*, in dieser Kolonie hinzudeuten (Verzeichn. d. Ameisen u. Ameisengäste v. Holl. Limburg, 1891, Tijdschr. v. Entomol. XXXIV, S. 47). Eine andere

5) Vgl. auch den 16. Teil der vorliegenden Arbeit: Zur Koloniegründung von *Strongylognathus testaceus*.

rufo-truncicola-Kolonie bei Derenbach (N. Luxemburg) 1906 ist dagegen nicht durch primäre Allometrose zu erklären (siehe unten bei 2a²).

Bei den gemischten Kolonien von *F. rufa* mit *pratensis* oder *truncicola* sind theoretisch fünf Erklärungsmöglichkeiten gegeben.

Erstens durch Variation der Keimesanlage der Weibchen von *F. rufa*. Auf diese Weise ist wohl in vielen Fällen die mannigfach wechselnde Färbung der Arbeiterinnen in verschiedenen *rufa*-Kolonien zu erklären, deren kleine Arbeiterform manchmal von *pratensis* kaum zu unterscheiden ist und deshalb zur Var. *rufo-pratensis* For. gerechnet wird. Die Weibchen dieser *rufa*-Kolonien haben jedoch meist den stark glänzenden Hinterleib der echten *rufa*-Weibchen, obwohl man auch Übergangsformen zu den *pratensis*-Weibchen (Hinterleib seidenglänzend) findet.

Zweitens durch Kreuzung zwischen den geflügelten Geschlechtern der drei Rassen beim Paarungsflug. Von der Zeit des letzteren hängt ihre Kreuzungswahrscheinlichkeit wesentlich ab. Die frühere oder spätere Entwickelung der geflügelten Geschlechter ist ihrerseits aber wiederum eine Funktion des verschiedenen Nestbaues jener Rassen. Bei *F. rufa* beobachtete ich den Paarungsflug (nach meinen Tagebuchnotizen) schon von Mitte April an, bei *pratensis* von Mitte Mai an. Um Mitte Juli findet man nur noch selten geflügelte Geschlechter in den *rufa*- und *pratensis*-Nestern, wenigstens in den niederen Höhenlagen. Bei *F. truncicola* dagegen sind die Männchen und Weibchen erst von Mitte Juli an und im August zu treffen. Die Kreuzungsmöglichkeit letzterer Rasse mit den beiden ersteren ist daher eine sehr beschränkte, zumal sie auch viel seltener ist als diese. *Rufa* und *pratensis* dagegen sind durchschnittlich ungefähr gleich häufig, und der Paarungsflug der letzteren beginnt nur wenig später als jener der ersteren. Deshalb sind zufällige Bastardierungen vielleicht das Hauptmoment für die Häufigkeit der *rufo-pratensis*-Kolonien, während *rufo-truncicola*- oder *truncicolo-pratensis*-Kolonien sehr selten sind. Da ferner nach den Mendel'schen Gesetzen der Rassenhybriden in der zweiten Hybridengeneration eine Spaltung der elterlichen Merkmale eintritt, könnten die aus Kreuzung von *rufa* und *truncicola* oder *truncicola* und *pratensis* stammenden Kolonien sogar Arbeiterinnen beider Formen scharf getrennt enthalten, ohne dass wir deshalb genötigt wären, auf die Anwesenheit von Königinnen beider Rassen, also auf Allometrose, in jener Kolonie zu schließen.

Drittens durch primäre Allometrose (siehe oben bei II, 1b).

Viertens durch sekundäre Allometrose, die auf Adoption beruht (siehe unten bei II, 2a²).

Fünftens durch sekundäre Allometrose, die auf Allianz beruht (siehe unten bei II, 2b).

2. Sekundäre Allometrose: Anwesenheit von Königinnen verschiedener Arten oder Rassen in einer Kolonie, die erst nach der Koloniegründung zustande kam:

2a. Durch Adoption von Weibchen fremder Art oder Rasse:

2a[1]. Adoption von Weibchen fremder Arten. Hierher gehören alle temporär gemischten und die meisten permanent gemischten Kolonien der Ameisen, welche durch Aufnahme fremder Weibchen in einer Hilfsameisenkolonie entstehen. Falls bei der Aufnahme der fremden Königin noch eine Königin der Hilfsameisenart im Neste vorhanden ist, so kommt es zu einer vorübergehenden Allometrose, bis die eigene Königin von der fremden getötet worden ist (Beseitigung der *fusca*-Königin durch das Weibchen von *Polyergus* oder von *Formica rufa* etc.) oder von den eigenen Arbeiterinnen umgebracht wird (Beseitigung der *Monomorium*-Königin nach Aufnahme des *Wheeleriella*-Weibchens).

2a[2]. Adoption von Weibchen fremder Rasse. Dass solche Fälle innerhalb der *rufa*-Gruppe vorkommen, und zwar in Form einer dauernden Allometrose, zeigt das Beispiel der *pratensis*-Kolonie Nr. 4 bei Luxemburg, welche neben 5 *pratensis*-Königinnen ein *rufa*-Königin und eine *truncicola-pratensis*-Königin enthielt; die beiden letzteren konnten erst nachträglich aufgenommen worden sein, da die Arbeiterinnen der Kolonie rein *pratensis* waren (siehe oben S. 454).

Vielleicht ist ebenso auch eine *rufo-truncicola*-Kolonie bei Derenbach (N. Luxemburg) zu erklären[6]), welche im Mai 1906 unter ca. 5000 Arbeiterinnen reine *truncicola*, reine *rufa* und Übergänge beider enthielt. An der größten Arbeiterform traten die Unterschiede am klarsten hervor, während die mittleren und kleineren Arbeiterinnen vorwiegend *rufa*-Färbung besaßen. Da an derselben Neststelle im August 1904 eine reine *truncicola*-Kolonie sich befunden hatte, scheinen nur zwei Erklärungen dieses Falles unter den fünf obenerwähnten Möglichkeiten zulässig. Entweder war nur eine Königin im Neste — wie bei *truncicola* gewöhnlich[7]) —, und dann gehörte dieselbe einer durch Kreuzung entstandenen Bastardform *rufo-truncicola* an, bei welcher die Spaltung der Arbeitercharaktere erst nach mehrjähriger Dauer der Kolonie klar hervortrat; oder es waren mehrere Königinnen vorhanden, von denen die älteste der reinen *truncicola*-Rasse angehörte, während die jüngere, später aufgenommene, entweder eine *rufa*- oder eine *rufo-truncicola*-Königin war. Ich halte letztere Erklärung für die wahrscheinlichere. Leider war eine nähere Untersuchung des von einem *rufa*-ähnlichen Haufen überragten Nestinnern nicht möglich, da das-

6) Vgl. Die Ameisen und Ameisengäste von Luxemburg III, 1909, S. 20.

7) Unter 20 *truncicola*-Kolonien von Luxemburg, die ich näher untersuchte, war keine, die mehr als eine Königin hatte.

selbe zwischen den soliden Steinplatten einer Mauer sich befand. Das Nest lag am Fuße des von zahlreichen *rufa*-Nestern (Riesenkolonie) bewohnten „Ameisenberges“ [8]). Die nachträgliche Aufnahme einer *rufa*-Königin in eine *truncicola*-Kolonie war hier ebenso leicht möglich wie die ursprüngliche Anwesenheit oder die nachträgliche Aufnahme eines Bastardweibchens von *rufa* und *truncicola*.

[Am 12. April 1910 entdeckte ich auf Schötter-Marial bei Luxemburg unter einem Steine eine gemischte Kolonie von *Formica pratensis* mit *truncicola*, welche mehrere Hundert reine *pratensis*-Arbeiterinnen von 4,5—8 mm, einige Dutzend reine *truncicola*-Arbeiterinnen von 5—8 mm und auch einige Übergänge zwischen beiden enthielt. Alte, entflügelte Weibchen zählte ich wenigstens 10—12. Unter denselben glaubte ich beim ersten Besuch des Nestes auch eine *truncicola*-Königin gesehen zu haben, später sah ich sie jedoch nicht wieder, sondern nur sehr dunkel gefärbte *pratensis*-Königinnen mit Ausnahme einer, ein wenig helleren (15. April). Mehrere dieser entflügelten Weibchen waren auffallend klein (ca. 9 mm), kaum größer als eine makrogyne *fusca*-Königin. Am 28. April sah ich eine Menge Eierklumpen unter dem Steine in Gesellschaft einer großen, dicken Königin von *pratensis*-Färbung. Vielleicht geben weitere Beobachtungen noch näheren Aufschluss über die Zusammensetzung dieser Kolonie. Wahrscheinlich handelt es sich um eine stark geschwächte *pratensis*-Kolonie, in welcher auch eine Königin der Bastardform *truncicolo-pratensis* nachträglich Aufnahme gefunden hatte, ähnlich wie in der obenerwähnten *pratensis*-Kolonie Nr. 4 bei Luxemburg.]

2b. Durch Allianz von bereits fertigen, aber schwachen Kolonien verschiedener Art oder verschiedener Rasse. Zwischen verschiedenen Arten dürfte eine derartige Allianz in freier Natur wohl äußerst selten sein, und auch zwischen verschiedenen Rassen nur dann erfolgen, wenn sie durch außergewöhnliche Umstände dazu getrieben werden. Nach einer mündlichen Mitteilung Skalitzky's (1891), der in Böhmen viele Jahre hindurch Staphyliniden sammelte, kommen derartige Allianzen zwischen verschiedenen Kolonien und Rassen von *rufa* durch menschlichen Eingriff dort nicht selten vor. Die gewerbsmäßigen Sammler von „Ameiseneiern“ plündern oft unmittelbar nacheinander eine Reihe von Nestern der haufenbauenden Ameisen der *rufa*-Gruppe, die an demselben Waldrand liegen und schütten dann die Kokons samt dem mitgebrachten Nestmaterial und den darin befindlichen Ameisen auf einen gemeinsamen Haufen, um die Kokons auszulesen. Hierbei kommt es nicht selten zur Allianz zwischen den Arbeiterinnen verschiedener Rassen, welche die aus dem Haufen geretteten Kokons gemeinschaftlich in einem

8) Vgl. Ursprung und Entwickelung der Sklaverei, 1905, S. 197.

nahe gelegenen Schlupfwinkel unterbringen. Falls in dem aus verschiedenen Kolonien zusammengeschütteten Haufen auch Königinnen verschiedener Rassen sich fanden, kann dabei eine sekundäre Allometrose durch Allianz entstehen.

Selbstverständlich gibt es sowohl zwischen Pleometrose und Allometrose, als auch zwischen den verschiedenen Formen beider mannigfache Übergänge und Kombinationen. Einen Übergang zwischen Pleometrose und Allometrose bildet beispielsweise die Aufnahme einer reinen *rufa*-Königin in eine *rufo-pratensis*-Kolonie, sowie überhaupt die Allometrose von Weibchen derselben Art, aber verschiedener Rasse oder Varietät. Eine Kombination von Pleometrose mit Allometrose bildet beispielsweise die erwähnte *pratensis*-Kolonie Nr. 4 von Luxemburg, unter deren 7 Königinnen 5 *pratensis*-, 1 *rufa*- und 1 *truncicolo-pratensis*-Weibchen waren.

2. Über die Gründung der Kolonien bei *Formica sanguinea*.

(Zu 1905, S. 201ff.; 1908, S. 369ff.; 1909, S. 589ff. u. 598ff.)

a) In einer kürzlich erschienenen Arbeit „Beobachtungen und Experimente zur Koloniegründung von *Formica sanguinea*“ (Ztschr. f. wissensch. Insektenbiol. V, 1909, Heft 11 u. 12, S. 353—356, 390—394) stellt Viehmeyer die Hypothese auf, dass die Koloniegründung von *sanguinea* auch durch Allianz erfolgen könne, nicht bloß durch Puppenraub oder durch Adoption. Die von ihm hierfür angeführten Beobachtungen sind folgende:

Erstens. Im Sommer 1909 fand Forel mit Wheeler, Schimmer und Viehmeyer auf einer Exkursion bei Fully (Wallis) im Rhonetal unter einem Steine eine kleine *sanguinea*-Kolonie, welche 2 Königinnen und einige kleine Arbeiterinnen von *sanguinea* enthielt, ferner einige kleine Arbeiterinnen von *rufibarbis* und etwa ein halbes Dutzend Puppen. Die *rufibarbis* waren noch unausgefärbt und schienen frischentwickelt. Aus den Puppen wurden nur *rufibarbis* erzogen. Eier und Larven fehlten.

Zweitens. Mitte August 1909 fand Viehmeyer in der Nähe von Dresden unter einem Steine in einer kleinen Erdhöhle 1 *sanguinea*-Königin mit 2 sehr kleinen *sanguinea*-Arbeiterinnen und 2 oder 3 ebenso kleinen *fusca*-Arbeiterinnen. In der nämlichen kleinen Höhlung saß überdies 1 *fusca*-Königin mit 2 kleinen *fusca*-Arbeiterinnen und einer kleinen Arbeiterpuppe. Zu Hause setzte Viehmeyer die Ameisen in ein Lubbocknest. Dort trennten sich sofort beide Kolonien, und zwar so, dass jede Königin 2 schwarze Arbeiterinnen bei sich hatte. Die Puppe nahmen die *sanguinea* in Beschlag; sie wurde nach einigen Tagen aufgefressen.

Die erste dieser beiden Beobachtungen gestattet keinen Schluss auf eine Allianzkolonie, insofern damit eine Vergesellschaftung von Königinnen verschiedener Arten (oder wenigstens verschiedener

Rassen) gemeint ist. Es lag hier nur ein Fall von Pleometrose, nicht von Allometrose vor, da beide Königinnen *sanguinea* waren. Die Anwesenheit der jungen *rufibarbis*-Arbeiterinnen und Puppen ist wahrscheinlich durch Puppenraub zu erklären von Seite der beiden *sanguinea*-Königinnen, welche nach dem Paarungsfluge in ein und dieselbe schwache, ganz junge *rufibarbis*-Kolonie eingedrungen waren, die Besitzer vertrieben und der Puppen sich bemächtigt hatten. Es würde sich also in diesem Falle um eine Koloniegründung durch Puppenraub der *sanguinea*-Weibchen handeln.

Es ist sogar möglich, dass diese Schweizer *sanguinea*-Kolonie überhaupt keine junge, im Entstehen begriffene Kolonie war, sondern ein Teil einer alten, im Aussterben begriffenen Kolonie. Ich habe wiederholt in *Lomechusa*-Bezirken solche kleine *sanguinea*-Kolonien getroffen, die oft nur noch wenige, kleine Arbeiterinnen und mehrere alte, aber magere Königinnen besaßen. (Siehe im dritten Teil dieser Arbeit.) Wie dieselben durch die *Lomechusa*-Zucht zustande kommen, habe ich an anderer Stelle[9]) näher erklärt. Dass es sich in dem von Viehmeyer erwähnten Falle um eine solche Kolonie handelte, wird dadurch noch wahrscheinlicher, dass in dem Versuchsneste, worin er dieselbe hielt, immer nur vereinzelte Eier erschienen, die bald wieder aufgefressen wurden (Heft 12, S. 391). Falls diese Erklärung zutrifft, so stammten die anwesenden jungen *rufibarbis* und deren Puppen aus einem Sklavenraube der *sanguinea*-Arbeiterinnen, die eine noch ganz junge *rufibarbis*-Kolonie geplündert hatten.

Die zweite obenerwähnte Beobachtung Viehmeyer's bezieht sich dagegen wohl sicher auf eine junge *sanguinea*-Kolonie, und zwar auf eine durch Allometrose gegründete. Die *sanguinea*- und die *fusca*-Königin hatten nach dem Paarungsfluge in derselben Erdhöhle unter einem Steine Zuflucht gesucht und sich anfangs friedlich vertragen, wobei die *fusca*-Königin nicht bloß ihre eigenen Eier, sondern auch die von der *sanguinea*-Königin gelegten pflegte und aufzog. Als die Larven in das Puppenstadium gekommen waren, vollzog sich die Trennung der beiden Kolonien. Die *sanguinea*-Königin behielt außer ihren eigenen Puppen auch noch einige *fusca*-Puppen bei sich, und die aus letzteren von ihr erzogenen *fusca* blieben fortan als Hilfsameisen bei ihr, während die von der *fusca*-Königin erzogenen *fusca*-Arbeiterinnen zu dieser sich hielten. Genannte Erklärung des vorliegenden Falls ist wohl die allerwahrscheinlichste.

Auf die von Viehmeyer angestellten Experimente über die

9) Die Ameisen und Ameisengäste von Luxemburg, III. Teil, S. 46 u. 51 ff. (Arch. trimestr. Instit. Grand-Ducal, T. IV, 1909, Fasc. 3 u. 4.)

Allianz zwischen verschiedenen *sanguinea*-Weibchen und zwischen *sanguinea*- und *fusca*-Weibchen gehe ich hier nicht näher ein, sondern teile nur ihr Ergebnis mit. Die *sanguinea*-Weibchen benahmen sich anfangs gegeneinander friedlich; die Kämpfe begannen jedoch, als ihnen Arbeiterpuppen von *fusca* gegeben worden waren, und endeten mit dem Tode von dreien unter 4 Weibchen. Zwischen den Weibchen von *sanguinea* und *fusca* kam es mehrmals zu einer dauernden Allianz nach vorübergehenden Feindseligkeiten.

Schon 1906 (Die moderne Biologie und die Entwickelungstheorie, 3. Aufl., S. 403, Anm. 1) hatte ich geschrieben: „Forel's ‚Allometrose' (Bündnis zwischen Königinnen fremder Arten) bietet wenigstens auch eine Entstehungsmöglichkeit für gemischte Kolonien von *Formica*-Arten." Diese Annahme stützte sich auf die Versuche mit einem *pratensis*- und einem *rufibarbis*-Weibchen, welche unter einem Steine beisammen gefunden worden waren und auch in dem Beobachtungsneste sich alliierten[10]). Viehmeyer's Hypothese, dass die Koloniegründung von *Formica sanguinea* wenigstens manchmal durch Allometrose erfolge, entspricht daher auch meinen Anschauungen. Immerhin dürfte dieser Fall tatsächlich ein recht seltener sein. Unter den mehr als 400 *sanguinea*-Kolonien, die ich bei Exaten in Holland von 1884—1899 untersuchte, befand sich keine einzige, die auf eine Entstehung durch Allometrose hindeutete, indem auch die jüngsten Kolonien bereits eine beträchtliche Zahl alter *fusca*-Arbeiterinnen als Hilfsameisen besaßen[11]). Diese Befunde sind für die Allianzhypothese noch weniger günstig als für die Raubhypothese, wie sie wiederum für letztere weniger günstig sind als für die Adoptionshypothese.

b) Ich komme nun zu Viehmeyer's Stellung gegenüber der phylogenetischen Frage: In welcher Beziehung stehen sozialer Parasitismus und Dulosis zueinander?

„Der Satz (Emery's), ein Parasit kann nie zu einem Räuber werden, wohl aber ein Räuber zu einem Parasiten, ist mir sehr sympathisch, aber ich möchte ihn nun nicht gleich wieder zum Grundsteine einer neuen Hypothese nehmen." Diese Worte Viehmeyer's (S. 353—354) bezeichnen seine etwas schwankende Stellung in der vorliegenden Frage. Seine Sympathie neigt sich der Emery'schen Hypothese von dem primitiven Raubweibchenstadium zu, aber er will sich doch nicht mehr auf sie stützen. Gegen meine Hypothese, dass bei *Formica* die Dulosis aus einem fakultativen Anfangsstadium des temporären sozialen Parasitismus hervorgegangen sei, erhebt er folgendes Bedenken: Auch die fakultative Kolonie-

10) Näheres hierüber ist mitgeteilt in: Weitere Beiträge zum sozialen Parasitismus und der Sklaverei, Biol. Centralbl. 1908, S. 361—363.

11) Vgl. hierüber 1905, Ursprung und Entwickelung der Sklaverei, S. 202ff.

gründung durch Adoption bedeutet „den Anfang der parasitischen Degeneration", diese Entwickelungsrichtung muss daher „naturgemäß abwärts führen", „und es ist schwer zu verstehen, wie dieselbe Form, deren Schwäche durch die Adoption verbürgt ist, sich andererseits zu einem so starken Räuber wie *F. sanguinea* entwickeln konnte."

Zur Lösung dieser Bedenken dürften folgende Erwägungen dienen:

Der Grundsatz „Ein Parasit kann nie zu einem Räuber werden, wohl aber ein Räuber zu einem Parasiten", klingt auch mir recht sympathisch; aber er ist trotzdem, wie ich (1909, S. 589—590) gezeigt habe, leider im vorliegenden Falle nichts weiter als ein Trugschluss, der auf dem Doppelsinn des Wortes „Parasit" beruht. Wenn man nämlich die abhängige Koloniegründung der Weibchen von *F. rufa* — sei es nun ihre Abhängigkeit von der Mitwirkung eigener oder fremder Arbeiterinnen — als „parasitische Koloniegründung" bezeichnet, so gebraucht man offenbar das Wort „Parasitismus" in einem ganz anderen Sinne, als wenn man von einem Parasiten im engeren Sinne spricht, bei welchem man den Begriff der organischen und psychischen Degeneration mit einschließt. Es wäre daher eigentlich richtiger, bei den temporär gemischten Kolonien von einer abhängigen Koloniegründung und nicht von einer parasitischen zu reden; dadurch würden die Missverständnisse, die durch das Wort „Parasitismus" hineingetragen werden, leichter vermieden; aber man hat nun einmal den Namen „parasitisch" dafür gewählt.

Wie verfehlt die Schlussfolgerung ist: „Aus einem Parasiten kann nie ein Räuber werden, wohl aber ein Räuber zu einem Parasiten; also kann auch die parasitische Koloniegründung niemals zur Entstehung der Sklavenzucht bei den Ameisen führen" — erhellt, wie mir scheint, ganz handgreiflich aus folgendem, noch „evidenteren" Parallelsatze: „Aus einem Parasiten kann niemals ein selbständig lebendes Tier werden, wohl aber aus einem selbständig lebenden Tier ein Parasit; also kann auch die parasitische Koloniegründung niemals zur Bildung selbständiger, ungemischter Ameisenkolonien führen."

Dass die letztere Schlussfolgerung falsch ist, liegt auf der Hand. Denn sie widerspricht einfachhin allen Beobachtungstatsachen über die Ontogenese der temporär gemischten Kolonien, welche sämtlich „parasitisch" beginnen, um sich dann „selbständig" weiter zu entwickeln, nachdem die ursprünglichen Hilfsameisen ausgestorben sind! Am klarsten zeigt sich die Widersinnigkeit jener Schlussfolgerung an der Koloniegründung von *F. rufa*, deren Weibchen sich, wenn sie nach dem Paarungsfluge keinen eigenen Arbeiterinnen begegnen, bei *fusca*-Arbeiterinnen aufnehmen lassen. Aus dieser

„parasitischen Bettlerexistenz“ gehen doch tatsächlich riesig volkreiche *rufa*-Kolonien hervor, welche unbestreitbare „Großmächte“ in der Ameisenwelt sind durch ihre Volkszahl, durch den Umfang ihrer Nestbauten und ihrer Nestbezirke!

Wer somit a priori aus dem Axiom „aus einem Parasiten kann niemals ein selbständig lebendes Tier werden, sondern nur aus einem selbständig lebenden Tiere ein Parasit“ die Unmöglichkeit beweisen wollte, dass aus temporär parasitischen Kolonien selbständige Kolonien werden können, würde offenbar im Irrtume sein. Genau ebenso verkehrt ist es aber, aus dem parallelen Axiom „aus einem Parasiten kann niemals ein Räuber werden, sondern nur aus einem Räuber ein Parasit“ irgend etwas a priori beweisen zu wollen gegen die Möglichkeit, dass aus einem Anfangsstadium des sozialen Parasitismus die Sklavenzucht bei den Ameisen sich entwickelt haben könne. Sehen wir doch auch hier wiederum tatsächlich, dass aus der parasitischen Koloniegründung der Weibchen von *Polyergus rufescens* die auf dem Höhepunkt der Dulosis stehenden Amazonenkolonien ontogenetisch hervorgehen. Ebenso geht bei der gelegentlichen Koloniegründung von *F. sanguinea* durch Allometrose aus einem parasitischen Anfangsstadium eine Raubkolonie hervor.

Vielleicht erwidert man hierauf, es handle sich bei unserem Problem nicht um sekundäre Anpassungen, wie sie die heutige Ontogenese der parasitischen und sklavenhaltenden Kolonien aufweist, sondern um die Frage: welche Koloniegründung ist primärer, ursprünglicher, die parasitische oder die dulotische? Die Antwort hierauf, welche die Tatsachen uns geben, lautet: keine von beiden ist primär, beide sind sekundär; denn beide sind abzuleiten von der ursprünglichen, selbständigen Form der Koloniegründung durch die befruchteten Weibchen. An diese primäre Form schließt sich aber bei *Formica* ein fakultatives Adoptionsstadium der Koloniegründung viel naturgemäßer an als ein Raubweibchenstadium, wie ich im ersten und zweiten Kapitel meiner letztjährigen Arbeit näher gezeigt habe.

Es wäre daher wünschenswert, dass man das theoretische Axiom „aus einem Räuber kann kein Parasit werden, sondern nur umgekehrt“, endlich einmal bei der Frage nach dem Zusammenhange zwischen Sklaverei und sozialem Parasitismus der Ameisen aus dem Spiele ließe; denn es besitzt im vorliegenden Falle doch gar keinen praktischen Wert. (Fortsetzung folgt.)

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Der Abonnementspreis für 24 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einsenden zu wollen.

Bd. XXX. **15. Juli 1910.** **№ 14.**

Inhalt: **Awerinzew**, Über die Stellung im System und die Klassifizierung der Protozoen. — **Wasmann**, Nachträge zum sozialen Parasitismus und der Sklaverei bei den Ameisen (Fortsetzung). — Preisausschreiben.

Über die Stellung im System und die Klassifizierung der Protozoen.

Von **S. Awerinzew**,

Professor an der landwirtschaftlichen Hochschule für Frauen zu St. Petersburg.

Beim Studium der Protozoen muss der Forscher, wie mir scheint, unbedingt zum Schluss gelangen, dass dieselben sehr komplizierte und sehr hoch differenzierte Zellen sind, selbst in dem Falle, wenn er nur amöboide oder Flagellatenformen vor sich hat.

Sowohl der komplizierte Fortpflanzungsprozess als auch die außergewöhnlich verschiedenartigen Anpassungen der Protozoenzellen — an verschiedene Funktionen — zwingt uns, anzuerkennen, dass sie durchaus nicht einfachste Organismenformen darstellen, wofür sie gewöhnlich gehalten werden.

Bei Betrachtung des Baues der verschiedenen Organe durchaus nicht ähnlicher und miteinander nicht verwandter Formen müssen wir nolens volens anerkennen, dass die Modifikationen der lebendigen Materie nicht unendlich verschiedenartig sind. Damit wird meiner Meinung nach unter anderem die Tatsache erklärt, dass einige Formen bei ihrer Entwickelung in einer bestimmten Richtung schließlich einen absterbenden Zweig der Form bilden, oder einen — dessen Vertreter das Leben noch fortsetzten, wobei jedoch beiderlei Formen nicht fähig sind neuen eigenartigen Organismen den Ursprung zu geben. —

Wird ein derartiges Verhalten anerkannt, so kann eine entsprechende Annahme über die gleichsam potentiellen Eigenschaften gemacht werden, welche der ursprünglichen lebendigen organisierten Materie zukommen.

Beim Studium einerseits des Baues der Protozoen, der Struktur und Funktion ihrer Organoiden, andererseits der Struktur und Funktion der verschiedensten Metazoenzellen kann auf eine Reihe von Analogien zwischen ihnen hingewiesen werden. Ich führe hier einige Beispiele an. Die Myonemen und Myophrisken der Protozoen sowie die Muskelfibrillen der vielzelligen Tiere, haben nicht nur der Funktion nach, sondern auch dem Bau und der Entstehungsweise nach vieles gemein. Besonders deutlich tritt dieses hervor beim Vergleich der Bildung der Myophrisken bei Acanthometriden und der Muskeln bei niederen Crustaceen (Moroff und Stiasny, 1909; Moroff, 1908). In den Sporen der Myxosporidien sind Polkapseln, bei verschiedenen Coelenteraten Nesselzellen vorhanden. Beide Gebilde erinnern ungemein lebhaft aneinander nicht nur ihrem Bau, sondern auch ihrer Entwickelungsgeschichte nach (Awerinzew, 1908). Selbst derartige Gebilde ferner wie die amöboiden Fortsätze — Pseudopodien, Geißeln und Wimpern werden sowohl bei den *Protozoa* als auch bei den *Metazoa* angetroffen.

In dieser Hinsicht können eine ganze Anzahl analoger Gebilde aufgezählt werden, die sowohl ihrer Funktion, als auch ihrer Struktur als auch ihrer Entwickelungsgeschichte nach so vieles miteinander gemein haben, dass es schwer fällt, ihnen die Bezeichnung bloß analoger Gebilde zu geben.

Die Arbeiten von Neresheimer (1904) weisen auf die Anwesenheit wenigstens in den Zellen einiger *Protozoa* besonderer Neurophanen hin, die den Nerven analog sind. Die Versuche von Metalnikoff (1907) zwingen uns sogar zur Annahme eines niederen psychischen Lebens bei den *Protozoa*. Die angeführten Versuche können zurzeit natürlich sehr gut von dem Gesichtspunkt von Herrn Prof. Pawloff, der die Lehre von den sogen. „bedingten Reflexen" entwickelt hat, erklärt werden. Dieser beweist jedoch nur, dass die angegebene Lehre — welche das komplizierteste Verhalten zur Außenwelt klarstellt und bei den höchsten Vertretern der Mehrzelligen — bei den Säugetieren — entwickelt ist, leicht auch für einzellige Tiere angewandt werden kann.

Beim tieferen Einblick in die Organisation und das Leben der *Protozoa* und der mehrzelligen Tiere, muss sich, meiner Meinung nach, immer mehr die Behauptung geltend machen, dass zwischen den *Protozoa* und *Metazoa* kein qualitativer, sondern bloß ein quantitativer Unterschied vorhanden ist, welcher durch die Herkunft beider erklärt wird.

Bei unseren phylogenetischen Vorstellungen gehen wir häufig von den *Protozoa* als Ausgangspunkt aus, von ihnen aus bauen wir dann den Stammbaum der organischen Formen weiter auf. Ich glaube, dass wir in diesem Falle vollkommen im Unrecht sind. Meiner Meinung nach sind nicht die *Metazoa* aus den *Protozoa* entstanden, sondern beide haben ihren Ursprung aus einer Wurzel, aus denselben einfachsten Formen, genommen. Die Struktur dieser letzteren ist uns vollkommen unbekannt; bis jetzt sind in dieser Hinsicht sogar keinerlei Vermutungen möglich. Nur ein Umstand ist für mich vollkommen klar, dass nämlich diese Formen weder eine Zelle noch viele Zellen darstellten; in diesen Formen war gleichsam bloß das potentielle Vermögen enthalten zur Ausbildung aller der Anpassungen, vermittelst derer die Organismen auf Veränderungen in der Außenwelt reagieren, in sich den beständigen Kreislauf der Substanzen erhalten u. s. w. Auf diese Weise sind die *Protozoa* und die *Metazoa* zwei parallele, vollkommen selbständige Zweige des Stammbaums der organischen Formen. —

Es ist selbstverständlich, dass, indem ich eine derartige Behauptung aufstelle, ich sämtliche Hypothesen über die Herkunft der *Metazoa* aus Protozoenkolonien in Abrede stelle. Die Eigenschaft, Kolonien zu bilden, kommt einer Reihe von einzelligen als auch mehrzelligen Formen zu; hierbei ist jedoch von Belang, dass niemals zuerst Teile entstehen können und darauf ihr Ganzes.

Die Existenz von *Protozoa* mit polyenergidem Kern (Hartmann), sowie die Möglichkeit einer Entstehung in dem Organismus der *Protozoa* vieler Kerne, die funktionell verschiedenen Elementen den Ursprung geben (Moroff und Stiasny, 1909) gestattet es, in derartigen *Protozoa* gleichsam den Ausdruck der „potentiellen Tendenz“ zur Vielzelligkeit zu sehen, welche ich für ein Merkmal der primären organisierten lebenden Substanz halte.

Das Auftreten mehrerer besonderer Zellen bei der Sporenbildung der Myxosporidien (Awerinzew, 1909) halte ich desgleichen für eine Kundgebung derselben Eigenschaften und durchaus nicht für den Ausdruck irgendwelchen Zusammenhanges der Myxosporidien mit den vielzelligen Organismen. —

Wie das Vorhandensein von Choanoflagellata und Kragenzellen bei den Schwämmen, der Polkapseln der Myxosporidien und der Nesselzellen bei Coelenteraten u. s. w. nur auf die der lebendigen Materie zukommende Eigenschaft hinweist, diese oder jene Form bei einer gewissen Kombination von Bedingungen zu bilden (Konvergenz), so halte ich auch die Entstehung polyenergider Kerne, das Auftreten von kolonialplasmodialen Massen und die Bildung von vielzelligen Anlagen bei Vertretern der *Protozoa* für Konvergenzerscheinungen und durchaus nicht für einen Hinweis auf eine direkte

Verwandtschaft der *Protozoa* und *Metazoa*, d. h. auf eine Herkunft der letzteren aus den ersteren.

Annähernd zu einer gleichen Anschauung über die Herkunft der *Metazoa*, d. h. zu einer Leugnung der Theorie des Polyzoismus kam auch unlängst E. Schultz (1908), welcher jedoch von vollkommen anderen Annahmen und Tatsachen ausgegangen war. —

Die Ansicht über den Bau der vielzelligen Formen, wie sie besonders deutlich in der letzten Zeit von E. Rohde (1908) ausgesagt worden ist, bestärkt desgleichen und ergänzt meine Annahmen. E. Rohde schreibt u. a.: „Die Gewebszellen sind nicht, wie bereits angenommen wurde, die direkten Abkömmlinge von Embryonalzellen (der Protoblasten Köllikers), sondern Neubildungen, welche sekundär, bisweilen sogar tertiär, in der verschiedensten Weise oft organartig oder durch eine Art freier Zellbildung, aus vielkernigen Plasmamassen hervorgehen, die ihrerseits wieder entweder das Verschmelzungsprodukt von ganz indifferenten Embryonalzellen darstellen (Syncytien) oder schon primär im Ei entstehen, d. h. durch den Kernteilungsprozess vielkernig gewordenen Abschnitten des Eies entsprechen (Plasmodien)." Ich nehme desgleichen an, dass die vielzelligen Organismen nicht auf dem Wege der gewöhnlichen aufeinanderfolgenden Teilungen einer Zelle entstanden sind, sondern vermittelst Bildung einer vielkernigen Masse und verschieden differenzierten Kernen, um welche sich darauf einzelne Protoplasmabezirke abgesondert hatten. Ich schließe mich durchaus Rohde an, welcher schreibt: „De Bary hat den Satz vertreten, dass der pflanzliche Körper nicht von Zellen gebildet wird, sondern die Pflanze Zellen bilde. Das gilt auch für die Tiere: Die Tiere bilden Zellen, werden aber nicht von Zellen gebildet."

Wird die von mir hier angeführte Ansicht über die Herkunft der *Protozoa* und der *Metazoa* als zu Recht bestehend anerkannt, so werden, wie mir scheint, auch die Unterschiede der geschlechtlichen Fortpflanzung, wie sie bei den einzelnen Gruppen der Formen beobachtet sind, leicht verständlich. —

Der Geschlechtsprozess ist, nach meiner Ansicht über die Natur des Kernes, eine elementare Eigenschaft eines jeden Organismus und wird bereits durch die Natur der primären organisierten Materie voraus bestimmt. Während bei der Entwickelung der Metazoen diese Eigenschaft besonderen, speziellen Elementen — den Geschlechtszellen — übergeben worden ist, ist sie bei den Protozoen unwillkürlich der einzigen, ihren Körper bildenden Zelle erhalten worden.

Die Geschlechtszellen der Metazoen sind — dank ihrer scharfen Differenzierung — frei von irgendwelchen anderen Funktionen, während die Protozoenzellen gleichzeitig eine große Anzahl verschiedener Funktionen ausüben; bei den Mehrzelligen müssen somit

diese Prozesse eo ipso in einer einfacheren, gleichartigen Form verlaufen als bei den Einzelligen. Es ist daher möglich, in den Geschlechtsprozessen beider Gruppen analoge Merkmale zu suchen, Schlüsse über die Eigenschaften und Besonderheiten der primären Formen zu ziehen, es steht jedoch durchaus nicht an, in derartigen Erscheinungen bei den *Protozoa* phylogenetisch die älteren Ausgangspunkte zu sehen, für eine Erklärung der Besonderheiten des Geschlechtsprozesses bei den Vielzelligen.

Ausgehend von der Annahme der verwandtschaftlichen Beziehungen der *Protozoa* und der *Metazoa*, wie ich sie oben ausgeführt habe, sowie bei Anerkennung überhaupt einer Einheit der organischen Formen kann keine scharfe Grenze zwischen einzelligen und mehrzelligen Organismen gezogen werden und kann nicht angenommen werden, dass die Grundeigenschaften der einen denjenigen der anderen durchaus nicht entsprechen. —

Verhältnismäßig vor nicht langer Zeit war die Meinung recht verbreitet, dass das biogenetische Grundgesetz, wie es Haeckel klar und deutlich formuliert hat, auf die *Protozoa* nicht anwendbar ist. Die Arbeiten einer Reihe von Forscher gestatten jedoch jetzt, die Behauptung auszusprechen, dass auch bei den *Protozoa* eine Kontinuität des Keimplasmas (der geschlechtlichen Kernsubstanz), die von den somatischen Teilen unterschieden ist, besteht. Das biogenetische Gesetz ist auch auf die *Protozoa* anwendbar; die Entwickelungsgeschichte der Malariaparasiten, der Trypanosomen, *Suctoria* und vieler anderer Formen gewährt uns eine Reihe von Beispielen für eine Bestätigung dieser Behauptung. —

Weismann und seine Nachfolger erkennen noch eine Eigenheit an, welche die *Protozoa* von den *Metazoa* unterscheidet: dass nämlich die ersteren potentiell unsterblich sind. Der Tod erscheint somit gleichsam nicht unbedingt notwendig im Leben der Organismen. — Mir scheint es jedoch, dass die in letzter Zeit erhaltenen Befunde über die Rolle des Kernes und des Protoplasma in den vegetativen und geschlechtlichen Prozessen uns unzweifelhaft zur Anerkennung des Todes gewisser Teile eines jeden Organismus, als einer unumgänglichen Bedingung der Lebenserscheinungen führen müssen.

Derselbe Schluss resultiert auch aus dem, was weiter oben über die Allgemeinheit der wichtigsten Lebensäußerungen der verschiedenen Organismen ausgesagt worden ist.

Beobachtungen bestätigen diese Behauptung. Es häufen sich immer mehr Tatsachen an, die darauf hinweisen, dass bei den *Protozoa* somatische Teile, welche zu einer gewissen Zeit absterben, und generative Teile angetroffen werden. Besonders klar sind die Beispiele eines Absterbens von Teilen des Organismus, wie sie von verschiedenen Autoren (Doflein, Keysselitz, Awerinzew u. a.)

beschrieben worden sind, bei den Myxosporidien. Derselben Kategorie müssen wir fernerhin die sogen. Restkörper, die vegetativen Kerne oder das vegetative Chromatin der Gregarinen, Coccidien und anderen Protozoen zuzählen. Für eine gleiche Anerkennung einer Sterblichkeit der *Protozoa* hat sich auch früher bereits eine Reihe von Forscher wie R. Hertwig, Verworn, M. Hartmann u. a. ausgesprochen.

Die Beobachtungen und Forschungen von Gruber (1892), Enriques (1908), McClendon (1909) u. a. veranlassen, bei den *Protozoa* eine „Vererbung" anzuerkennen, jedoch auch ein Erben erworbener Veränderungen. Auf Grund einer Anerkennung eines Parallelismus der *Metazoa* und *Protozoa*, sowie einer Anerkennung einer Identität ihrer Eigenschaften, wobei nur ein quantitativer und nicht qualitativer Unterschied in dem Ausdruck derselben besteht, muss auch bei den Mehrzelligen in gewissen Fällen ein Erben erworbener Eigenschaften beobachtet werden.

Während ich die Herkunft der Vielzelligen von den Protozoen in Abrede stelle, betone ich ausdrücklich das Gemeinsame in dem Wesen ihrer Lebensprozesse; auf diese Weise fallen einige phylogenetische Konstruktionen weg, es bleibt jedoch ein weites Feld für Verallgemeinerungen.

Allmählich sind die *Protozoa* von der übrigen Zoologie gleichsam abgesondert worden, mir scheint es jedoch, dass eine derartige Sonderung unmöglich und unzulässig ist. Wie die *Protozoa* und die *Protophyta* voneinander nicht gesondert werden können, so kann auch keine scharfe künstliche Grenze zwischen *Protozoa* und *Metazoa* gezogen werden. Die vollkommenste Erkenntnis der Gesetze des organischen Lebens kann nur aus einem allseitigen Studium der verschiedensten Formen gewonnen werden.

Die systematischen Konzeptionen, welche die Klassifikation irgendeiner Gruppe von Organismen betreffen, haben natürlich immer und werden wahrscheinlich stets einen vorübergehenden Charakter haben. Jeder, auch der geistreichste, der am meisten allseitige Versuch, ein gewisses System aufzustellen, ist temporär, dem Wesen nach, und entspricht zweifellos nicht den wahren gegenseitigen Beziehungen der Formen; daraus folgt jedoch durchaus nicht, dass diese gleichsam unfruchtbaren Versuche vollkommen aufgegeben werden müssen, wobei der Bequemlichkeit wegen eine der vorhandenen Klassifikationen beibehalten werden kann. Diese Versuche sind der Ausdruck unserer Vorstellungen über die Evolution der Form, und zwar ein kurzer und klarer Ausdruck. —

Nach dem Vorschlage von Doflein (1902), der fast allgemein anerkannt ist, werden die *Protozoa* zurzeit gewöhnlich in zwei Untertypen geteilt: *Plasmodroma* und *Ciliophora*.

Nach diesen Bezeichnungen kann es scheinen, dass die Grundlage für eine derartige Teilung der Unterschied in dem Aufbau der Bewegungsorganoide abgibt. Doflein selber bemerkt jedoch, dass, wenn überhaupt dem Vorhandensein bei einem Subtypus von Cilien, bei dem anderen von Pseudopodien und Geißeln Bedeutung zuerteilt wird, so ist diese Bedeutung jedenfalls eine sekundäre, während das Grundmerkmal einer Teilung die Ungleichheit des Geschlechtsprozesses und das Fehlen eines Generationswechsels bei den *Ciliophora* ist.

Ich bin kein Anhänger einer derartigen Teilung der *Protozoa*, da ich der Meinung bin, dass zurzeit genügend Tatsachen vorhanden sind, welche sowohl die Geschlechtsprozesse bei den *Plasmodroma* und den *Ciliophora* verallgemeinern, als auch auf einen Generationswechsel bei letzteren hinweisen.

In der Konjugation der Infusorien können wir nichts anderes als Spuren einer früher bei ihnen vorhanden gewesenen gametoiden Generation sehen. Diese Idee ist nicht neu, infolgedessen werde ich mich bei ihr nicht aufhalten; dieselbe ist verhältnismäßig vor langer Zeit von Lühe (1902) ausgesprochen worden; die folgenden Arbeiten von Popoff (1908) und Lebedeff (1908) haben sie bloß weiter begründet.

Der Unterschied zwischen dem zweikernigen Apparat der Infusorien und dem Kern mit Chromidien der anderen *Protozoa* kann zurzeit desgleichen nicht als scharf bezeichnet werden, da die Beobachtungen von Neresheimer (1908) über die Bildung des Mikronukleus *Ichthiophthirius (Holophria)* aus dessen Makronukleus vollkommen sämtliche Hindernisse beseitigt haben für die Aufstellung einer Homologie zwischen dem Mikronukleus und den Geschlechtschromidien von *Plasmodroma*.

Die scharfe Teilung, welche Doflein eingeführt hat, isoliert beide Gruppen (*Plasmodroma* und *Ciliophora*) zu sehr und hindert oft die Durchführung einiger Parallelen, welche für die Entwickelung unserer Anschauungen über die Struktur der Zelle von Nutzen wären; mir scheint es natürlicher — die Teilung des Typus *Protozoa* in mehrere Klassen, deren Grenzen weniger scharf und fühlbar sind, beizubehalten.

Die *Plasmodroma* werden bisher mit geringen Ausnahmen (Hartmann, 1907) in drei Klassen geteilt: *Sarcodina* (Rhizopoda), *Mastigophora* und *Sporozoa*.

Ich halte den Versuch von Hartmann (1907), derartige Formen, wie *Trypanosoma*, *Crithidia*, *Trypanoplasma* und *Herpetomonas* in eine besondere Ordnung der Flagellaten mit zwei Kernen — den *Binucleata* zu vereinen für durchaus einer Anerkennung wert; zu denselben würden, infolge der Konstatierung eines Blepharoplasten, bisweilen auch einer Geißel, *Babesia*, *Proteosoma*, *Plasmodium* und

die anderen parasitischen Formen, welche früher unter der Bezeichnung *Haemosporidia* vereinigt wurden, zu stellen sein.

Auf diesem Wege verändern wir natürlich beträchtlich den Bestand der Klasse der *Flagellata* und streichen aus dem System die Klasse der *Sporozoa*, in Anbetracht ihres zusammengewürfelten, künstlichen Charakters.

Die Gruppe der *Sarcodina* (Rhizopoda) muss meiner Meinung nach früher oder später beträchtlich umgeändert werden, da in derselben wiederum eine Reihe von Arten vorhanden sind, deren verwandtschaftliche Beziehungen festgestellt waren zu einer Zeit, als ihre Morphologie und Entwickelungsgeschichte zu wenig bekannt war. —

Mir scheint es, dass die Ordnung *Amoebina* vollkommen von den echten *Sarcodina* (Rhizopoda) getrennt werden muss, unter den letzteren verbleiben dann nur die *Foraminifera* und einige *Heliozoa*; die *Amoebina* müssen natürlich mit einigen *Flagellata* vereinigt werden.

Die Organismen, welche den *Amoebina* zugezählt werden, stellen eine Gruppe dar, die eng mit den *Flagellata* (conf. *Mastigella* und ihr verwandte Formen; *Paramoeba*) verknüpft ist. Die systematischen Beziehungen dieser zwei Gruppen können durch einen Vergleich mit einer Unterklasse der *Hydrozoa*, nämlich mit den *Hydromedusae* klargestellt werden. Wie unter den letzteren, *Hydridae*, *Tubularidae*, *Campanularidae* und *Trachymedusae*, d. h. Formen vorhanden sind mit einer deutlich ausgeprägten polypoiden und medusoiden Generation, sowie im Gegensatz Formen bloß mit irgendeiner dieser Generationen, so werden auch unter den Amoeboiden und Flagellaten Organismen angetroffen mit deutlich wechselnden Zuständen — pseudopodialen und flagellaten —, oder aber Organismen, in denen der eine Zustand vollkommen geschwunden oder nur schwach ausgeprägt ist, gleichsam in einer embryonalen, leicht angedeuteten, nur kurze Zeit andauernden Form vorhanden ist.

Als Ausgangsform für sämtliche rezente *Protozoa* halte ich somit die sogen. *Amoeboflagellata* (nov.); diese Formen waren bereits sehr hoch organisiert, als sie allmählich den Ursprung sämtlichen übrigen *Protozoa* gaben. Die rezenten typischen *Amoebina* ohne Flagellatengeneration sind gleichsam vereinfachte *Amoeboflagellata*, die im Zyklus ihrer Entwickelung vollkommen die Reihe der Flagellatengeneration verloren und nur bisweilen eine Andeutung auf eine derartige Herkunft in Gestalt von Geißelgameten erhalten haben. Die *Amoebina* konnten entweder nackt bleiben oder aber Schalen bilden (hauptsächlich die Süßwasserformen), doch auch in diesem Falle wird bisweilen die Flagellatengeneration erhalten und verschwindet nur bei der Reihe von Formen wie *Arcella* vollkommen. Von den *Amoeboflagellata* entsprangen darauf die echten *Flagellata* und *Dinoflagellata*.

Das, was für die *Sarcodina* zutrifft, ist natürlich auch für die *Flagellata* anwendbar. Die gegenwärtig von Bütschli (1880—89) und Blochmann (1895) vorgeschlagene Teilung dieser Klasse in *Protomonadina*, *Polymastigina*, *Euglenoidina*, *Chromomanidina* und *Phytomonadina*, kann wohl kaum als der Wirklichkeit entsprechend anerkannt werden, da die hauptsächlichsten Merkmale, auf die diese Teilung begründet ist (hauptsächlich die Zahl und Verteilung der Geißeln) sekundär sind. Interessant sind in dieser Hinsicht die von Prowazek (1903) entwickelte Anschauung; dieser Forscher hält es für unumgänglich, die Klassifikation der *Flagellata* auf die charakteristischen Merkmale im Aufbau ihres Kernapparates und dessen Abkömmlinge zu begründen. —

Auch die *Dinoflagellata*, deren Geschichte uns fast unbekannt ist, sind meiner Meinung nach, die sich auf einige unzusammenhängende Beobachtungen stützt, den *Amoeboflagellata* näher verwandt als den typischen *Flagellata*.

Die *Sporozoa* zerfallen gegenwärtig nach dem Vorschlage von Schaudinn (1900) in zwei vollkommen selbständige Ordnungen — *Telosporidia* und *Neosporidia*.

Den *Telosporidia* gehören die *Coccidia* und *Gregarinida* an. Obgleich letztere auf den ersten Blick vieles mit den *Haemosporidia* gemein haben, so ist die Sporogonie beider dermaßen verschieden, dass es vollkommen natürlich ist, die Ähnlichkeit ihrer multiplikativen, geschlechtslosen Fortpflanzung durch einen Einfluss äußerer Umstände, d. h. den intrazellularen Parasitismus zu erklären.

Woher die Coccidien und Gregarinen ihren Ursprung nehmen, ist natürlich eine strittige Frage. Ich bin weder mit Bütschli (1880—89) noch mit Hartmann (1907) einverstanden, die sie von den *Flagellata* ableiten. Meiner Meinung nach sind die Gregarinen einerseits durch die *Schizogregarinae* mit den *Amoebina* und den *Amoeboflagellata* andererseits mit den *Aggregata* und den Coccidien verwandt.

Aus den *Neosporidia*, welche nach der Meinung von Hartmann — *Myxosporidia*, *Microsporidia*, *Actinomyxidia*, *Haplosporidia* und *Sarcosporidia* enthalten, streiche ich zunächst die *Sarcosporidia* (conf. Awerinzew, 1908, p. 36ff.), die wahrscheinlich einigen Flagellatenformen näher stehen als den echten *Neosporidia*, worauf u. a. die besondere eigenartige Bewegung ihrer Sporen hinweist.

In den *Myxo-Microsporidia* und *Actinomyxidia* sehe ich eine besondere Gruppe von Formen, die sich, ihrer Entwickelung nach, bereits weit von den echten *Protozoa* entfernt haben. Meine Untersuchungen über die Sporenbildung bei den Myxosporidien weist darauf hin, dass bei ihnen dieser Prozess ungemein an die Entstehung der sekundären nematogenen Individuen in den gewöhnlichen primären Agamonten der Dicyemiden (Hartmann, 1907a)

erinnert. Wenn die Befunde vorläufig auch nicht im Sinne einer direkten verwandtschaftlichen Beziehung zwischen den *Neosporidia* und den *Dicyemida* erklärt werden kann, ist es nichtsdestoweniger klar, dass genannte Klasse der *Protozoa* beträchtlich von dem gewöhnlichen Entwickelungstypus dieser abweicht.

Die *Haplosporidia* können desgleichen nicht unter die *Neosporidia* eingereiht werden, da die Zeit der Sporenbildung und der morphologische Charakter dieser letzteren (der Mangel von Zellen oder wenigstens von Kernen der Hülle und der Polkapseln, das Fehlen der Polkörperchen selber) darauf hinweist, dass ein phylogenetischer Zusammenhang beider nicht vorhanden ist. Infolgedessen möchte ich vorschlagen, die *Haplosporidia*, welche den *Mycetozoa* und den *Amoebina* verwandt sind, vorläufig, solange als sie noch nicht vollständig erforscht sind, in eine selbständige Gruppe auszuscheiden, welche ihren Ursprung gleichwie die *Neosporidia* und die *Telosporidia* von amoeboiden Formen (*Amoebina*) nehmen.

Eine meiner Schülerinnen, welche die Entwickelungsgeschichte einiger *Haplosporidia* studiert, hat in der allerletzten Zeit Befunde erhoben, welche darauf hinweisen, dass die Sporenbildung bei ihnen den entsprechenden Prozessen bei den amoeboiden Formen äußerst ähnlich sind.

Hinsichtlich der Infusorien ist es schwer zu sagen, von welchen Formen sie stammen. Auch hier sprechen jedoch Tatsachen dafür, dass sie nicht von typischen Flagellaten ihren Ursprung nehmen, sondern eher von *Amoeboflagellata*-Vorfahren.

Als Schlussfolgerung muss somit ausgesagt werden, dass die *Amoeboflagellata* Zweigen verschiedener Länge den Ursprung gegeben haben: einerseits kurzen Endzweigen den *Dinoflagellata* und möglicherweise den *Radiolaria*, einem längeren Zweig — den *Flagellata*, welche in verschiedene *Binucleata* übergehen und mit den *Spirochaeta* endigen und schließlich dem längsten Zweig, der von den *Amoebina* ausgeht und sämtlichen übrigen *Protozoa* den Ursprung gibt.

Literaturverzeichnis.

1908. Awerinzew, S. Studien über parasitische Protozoen I—VII. Trav. Soc. Natur. St. Petersburg. Vol. 36 (russisch).
1908. — Studien über parasitische Protozoen. I. Arch. Protistenk. Vol. 14.
1895. Blochmann, F. Die mikroskopische Tierwelt des Süßwassers.
1880—89. Bütschli, O. *Protozoa*. Bronn's Klass. u. Ordn. des Tierreichs. I.
1902. Doflein, F. Das System der Protozoen. Arch. Protistenk. Vol. I.
1908. Enriques, P. Die Konjugation und sexuelle Differenz der Infusorien. Ibid. Vol. 12.
1892. Gruber, A. Einzellige Zwerge. Festschr. z. 70. Geburtstag R. Leuckart's.
1907. Hartmann, M. Das System der Protozoen. Arch. Protistenk. Vol. 10.
1907a. — Untersuchungen über den Generationswechsel der Dicyemiden. Mém. Ac. Sci Brüssel.
1908. Lebedeff, W. Über *Trachelocerca phaenicopterus*. Arch. Protistenk. Vol. 13.

1902. Lühe, M. Über Befruchtungsvorgänge bei Protozoen. Schr. phys.-ök. Ges. Königsberg i. Pr. (43. Jahrg.).
1909. McClendon. Protozoan Studies Journ. Exper. Zool. Vol. 6.
1907. Metalnikoff, S. Über die Ernährung der Infusorien und deren Fähigkeit ihre Nahrung zu wählen. Trav. Soc. Nat. St. Petersbourg. Vol. 38. Nr. 4.
1909. Moroff, Th. Die physiologische Bedeutung des Kernes bei der Entstehung der Muskeln. Centralbl. f. Physiol. Vol. 22.
1908. — u. Stiasny, G. Über den Bau und Fortpflanzung von *Acanthometra*. Ibid. Vol. 22.
1909. — u. Stiasny, G. Über Bau und Entwickelung von *Acanthometron pellucidum*. Arch. Protistenk. Vol. 16.
1904. Neresheimer, E. Über die Höhe histologischer Differenzierung bei heterotrichen Ciliaten. Ibid. Vol. 2.
1908. — Der Zeugungskreis des *Ichthyophthirius*. Ber. bayer. biol. Versuchst. München. Vol. 1.
1908. Popoff, M. Die Gametenbildung und die Konjugation von *Carchesium polypinum*. Zeitschr. wiss. Zool. Vol. 89.
1903. Prowazek, S. Flagellatenstudien. Arch. Protistenk. Vol. 2.
1908. Rohde, E. Histogenetische Untersuchungen. I.
1900. Schaudinn, F. Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien. Zool. Jahrb. (Anat.). Vol. 13.
1908. Schultz, E. Beobachtungen über umkehrbare Entwickelungsprozesse. Trav. Soc. Nat. St. Petersbourg. Vol. 38 (russisch).

Nachträge zum sozialen Parasitismus und der Sklaverei bei den Ameisen.

(Zugleich 177. Beitrag zur Kenntnis der Myrmekophilen.)

Von E. Wasmann S. J. (Luxemburg).

(Fortsetzung.)

Übrigens gehört nicht bloß die Koloniegründung durch Adoption, sondern auch jene durch Allianz offenbar bereits zu den abhängigen Formen der Koloniegründung. Ob das betreffende Ameisenweibchen bei der Gründung seiner neuen Kolonie abhängig ist von der Mithilfe fremder Arbeiterinnen oder eines fremden Weibchens, ändert nichts an der Abhängigkeit und Unselbständigkeit ihrer Koloniegründung. Bezeichnet man also die erstere Form der Koloniegründung als eine „parasitische", so muss man folgerichtig auch die letztere ebenso nennen; lehnt man es ab, aus ersterer den Ursprung der Sklaverei bei *F. sanguinea* abzuleiten, weil die Koloniegründung durch Adoption eine „parasitische" ist, so muss man auch die Koloniegründung durch Allianz (Allometrose) mit demselben Maße messen; bezeichnet man die Koloniegründung durch Adoption bei fremden Hilfsameisen mit Viehmeyer als eine „Schwäche", so muss man auch die Koloniegründung durch Allianz mit einem fremden Hilfsameisenweibchen ebenfalls als „Schwäche" charakterisieren. Viehmeyer bemerkt allerdings, dass er die letztere ebenso wie jene durch Adoption bei *F. sanguinea* nur für sekundär

ansehe im Vergleich zur Koloniegründung durch Puppenraub. Aber genetisch liegen die Verhältnisse eher umgekehrt. Denn für die praktische Möglichkeit, dass die *sanguinea*-Königinnen in Nester der Hilfsameisenarten erfolgreich eindringen können, wird bereits die vorhergehende Betätigung des Raubinstinktes der Arbeiterinnen vorausgesetzt, durch welche die Sklavenkolonien der betreffenden Gegend geschwächt und eingeschüchtert werden (Weitere Beiträge, 1908, S. 436); daher müssen wir für *sanguinea* die Koloniegründung durch Adoption (oder Allianz) als primitiver ansehen im Vergleich zu derjenigen durch Puppenraub.

Ich bin also mit Viehmeyer darin einverstanden, dass wir mindestens drei verschiedene ontogenetische Entstehungsweisen der heutigen Kolonien von *F. sanguinea* auf Grund der bisherigen Beobachtungen und Versuche anzunehmen haben: durch gewaltsamen Puppenraub des Weibchens, durch friedliche Adoption bei alten Arbeiterinnen der Hilfsameisenart, durch friedliche Allianz mit einem Weibchen der letzteren. Von diesen drei Gründungsweisen scheint die erste gegenwärtig die häufigste zu sein. Aber für die phylogenetisch ursprünglichste kann ich sie aus den von mir 1908 und 1909 angeführten Gründen nicht halten, da uns die hypothetische Stammesgeschichte von *F. sanguinea* sowohl biologisch wie morphologisch auf ein *rufa*-ähnliches Vorstadium hinweist, aus welchem sich das *sanguinea*-Stadium am natürlichsten erklären lässt.

Eine vierte ontogenetische Entstehungsweise der *sanguinea-fusca*-Kolonien wird im folgenden Abschnitt (unter a) angedeutet werden.

[Neuerdings hat Viehmeyer im Zool. Anzeiger 1910[12]) meine Ansichten über den Ursprung des sozialen Parasitismus und der Sklaverei in anerkennender und sachlicher Form besprochen. Er wendet sich jedoch auch hier gegen die Entwickelung der Dulosis bei *Formica* aus einem Anfangsstadium des sozialen Parasitismus und möchte sie lieber mit Emery auf ein primitives Raubstadium zurückführen. Ich beschränke mich auf folgende Bemerkungen:

1. Das Hauptargument Viehmeyer's ist auch hier: ein Parasit kann nicht der Ahne eines Räubers sein. Ich betone dagegen nochmals, dass ein *rufa*-ähnliches Stadium der abhängigen Koloniegründung keineswegs die Entstehung einer räuberischen Entwickelungsrichtung ausschließt, und zwar weder bei den Weibchen[13]) noch bei den Arbeiterinnen. Die Wahrscheinlichkeit, dass durch

12) XXXV, Nr. 14/15, S. 450ff.: „Bemerkungen zu Wasmann's neuester Arbeit: Über den Ursprung des sozialen Parasitismus, der Sklaverei und der Myrmekophilie bei den Ameisen."

13) Von einer „verminderten Körpergröße der Weibchen" (Viehmeyer, S. 454) ist bei *rufa* i. sp. tatsächlich keine Spur vorhanden.

eine Änderung der äußeren Lebensverhältnisse, welche die Arbeiterinnen zum Puppenraub drängt, aus einer *rufa*-ähnlichen Form eine *sanguinea*-ähnliche Raubameise hervorgehen könne (1909, S. 599ff.), scheint mir unbestreitbar. Hierbei sehe ich den Wechsel der äußeren Verhältnisse nur als Entwickelungsbedingungen oder Entwickelungsreize an, nicht aber, wie Viehmeyer mir zuschreibt, als Entwickelungsursachen.

2. Die positiven Gründe für die Annahme eines ursprünglichen Raubstadiums bei *F. sanguinea*, das aus der selbständigen Koloniegründung ohne Vermittlung eines Adoptionsstadiums hervorgegangen sein soll, versagen gänzlich, wenn wir die tatsächlichen Verhältnisse in der Gattung *Formica* berücksichtigen. Dass die *F. Flori* des baltischen Bernsteins nur morphologisch der *F. fusca* geglichen, biologisch dagegen „sicher auf einer viel tieferen Stufe gestanden habe", ist völlig unbewiesen. Von einem *fusca*-ähnlichen Stadium ausgehend kommen wir aber, wie ich 1909 eingehend gezeigt habe, nur auf dem Wege eines acervikolen *rufa*-ähnlichen Stadiums bis zu jenem Punkte, wo sich einerseits der temporäre soziale Parasitismus und andererseits die Dulosis abzweigen.

Wenn Viehmeyer aus Rücksicht auf das irrtümlich angewandte Prinzip „aus einem Parasiten kann kein Räuber werden", sogar die monophyletische Entwickelung der Gattung *Formica* schließlich preiszugeben geneigt ist, und wenn er die Antwort auf eine ganze Reihe von Fragen, die durch meine Hypothese befriedigend gelöst werden, lieber schuldig bleiben will, als auf die Anwendung jenes Axioms verzichten (S. 456), so kann ich ihm hierin nicht folgen. Erst wenn es gelänge, an die Stelle meiner Hypothese eine sachlich besser begründete zu setzen, könnte ich mich derselben anschließen.]

3. Weitere Momente zur Koloniegründung von *sanguinea*. Neue Versuche mit *sanguinea*-Weibchen 1909.

(Zu 1905, S. 201ff.; 1908, S. 369ff.; 1909, S. 598ff.)

a) Am 21. Juli 1909 beobachtete ich bei Lippspringe (Westf.) die *sanguinea* einer ziemlich starken *sanguinea-fusca*-Kolonie auf dem Raubzug. 40 m weit von ihrem Nest überfielen sie ein an einem alten Strunke unter Moos befindliches *fusca*-Nest, legten dann die geraubten Kokons zum größten Teil unter Moos in der Nähe desselben beisammen nieder und zogen weiter. Ob sie diese Puppen dort vergessen oder ob sie dieselben später abgeholt haben würden, weiß ich nicht. Jedenfalls hätte ein nach dem Paarungsflug umherirrendes *sanguinea*-Weibchen hier mit leichter Mühe und ohne Kampf mehrere Dutzend Arbeiterkokons von *fusca* für ihre Koloniegründung erhalten können.

Durch diese Beobachtung wird der Gedanke nahegelegt, dass den *sanguinea*-Weibchen, welche ja nach meinen Versuchen wie nach jenen Wheeler's und Viehmeyer's mit der größten Heftigkeit angegriffen werden, wenn sie in ein Nest der Sklavenart eindringen, und diesen Angriffen vielfach unterliegen[14]), die Erlangung der Sklavenpuppen bedeutend erleichtert wird durch die Raubzüge der *sanguinea*-Arbeiterinnen, und zwar nicht bloß durch Schwächung und Einschüchterung der betreffenden selbständigen Kolonien der Sklavenameisen, was ich bereits früher (1908, S. 370 u. 436) hervorhob, sondern auch durch gelegentliche Puppenfunde, indem die *sanguinea*-Weibchen zufällig an solche Stellen gelangen, wo entweder *sanguinea*-Arbeiterinnen während einer Expedition einen Teil der geraubten Sklavenpuppen versteckt haben, oder wo die fliehenden *fusca* ihre Puppen zeitweilig unterbrachten. Zur Koloniegründung durch Puppenraub und durch Adoption, die wieder verschiedene Kombinationen untereinander eingehen können (1908, S. 376), und zur Koloniegründung durch Allianz, welche Viehmeyer neuerdings betonte (s. oben S. 460 ff.), kommt somit als vierte ontogenetische Möglichkeit auch die Koloniegründung durch zufälligen Puppenfund. Ich traf auf der Heide bei Exaten (Holland) sehr häufig entflügelte *sanguinea*-Weibchen nach dem Paarungsfluge umherlaufend zu derselben Jahreszeit und Tageszeit, wo die Arbeiterinnen der dort sehr zahlreichen *sanguinea*-Kolonien auf Raubzügen sich befanden. Das Zusammentreffen der für den Puppenraub wie für den Puppenfund der *sanguinea*-Weibchen besonders günstigen Umstände dürfte daher nicht so selten sein, wie es auf den ersten Blick scheinen könnte.

Es soll nun noch über einige neue Beobachtungen und Versuche über *sanguinea*-Weibchen berichtet werden, die aus dem Sommer und Herbst 1909 stammen.

b) Am 1. August 1909 fand ich bei Lippspringe ein entflügeltes *sanguinea*-Weibchen unmittelbar neben einem *Tetramorium*-Neste versteckt. Ich nahm es mit und setzte es zu 3 alten *fusca*-Arbeiterinnen und etwa 40 Arbeiterkokons und unbedeckten Puppen von *fusca* in ein Beobachtungsglas mit Erde. Die 3 *fusca* griffen alsbald die *sanguinea*-Königin heftig an und zerrten sie an Fühlern und Beinen umher. Letztere wehrte sich nicht. Nachdem sie von ihren Angreiferinnen losgelassen war, schenkte sie den *fusca*-Kokons und Puppen, die von den Arbeiterinnen auf einen Haufen getragen wurden, nicht die geringste Aufmerksamkeit. Nach 4 Stunden dauerten die Angriffe der *fusca* noch fort, aber weniger heftig.

14) Abgesehen von den 1908, S. 369 ff. mitgeteilten Versuchsergebnissen sei hier noch eine Beobachtung aus Exaten (Holland) erwähnt. Ich fand einmal eine *sanguinea*-Königin vor einem *rufibarbis*-Neste, von einer Anzahl *rufibarbis* an Fühlern und Beinen festgehalten; als ich sie befreite, war sie bereits getötet.

Eine halbe Stunde später saßen die 3 *fusca* sogar ruhig neben dem *sanguinea*-Weibchen; dann aber begann wieder das Umherzerren. Auch jetzt verteidigte sich die *sanguinea*-Königin nicht, sondern suchte die Angreiferinnen zu beschwichtigen, indem sie lebhaft mit ihren Fühlerspitzen deren Köpfe betrillerte. Auch am nächsten Tag bestand noch dasselbe Verhältnis. Die 3 *fusca* zerrten häufig die *sanguinea*-Königin umher und suchten sie mit gemeinschaftlicher Anstrengung an der senkrechten Glaswand hinaufzuschleppen, um sie hinauszuwerfen. Keine Gegenwehr von Seite des *sanguinea*-Weibchens war zu bemerken. Am 3. August wiederum dasselbe Bild. Am Abend saß jedoch die *sanguinea*-Königin ruhig in der Nähe der *fusca*-Puppen, aber abseits von den 3 Arbeiterinnen, die ihr auszuweichen schienen. Einen Versuch, *fusca*-Puppen sich anzueignen, machte dieses *sanguinea*-Weibchen ebensowenig wie einen Versuch zur Verteidigung. Am Morgen des 4. August lag eine der 3 *fusca* tot im Neste; ob sie von der *sanguinea*-Königin getötet worden war oder nicht, ließ sich nicht feststellen. Letztere wurde jetzt von den 2 noch übrigen *fusca* ruhig geduldet, aber um die Kokons und Puppen, die von den Arbeiterinnen gepflegt wurden, kümmerte sie sich gar nicht. Am 5. August lebte nur noch eine alte *fusca*, die sich mit der *sanguinea*-Königin vollkommen alliiert hatte. Letztere allein besorgte die Puppen. Am 6. August waren schon 2 frischentwickelte *fusca*-Arbeiterinnen da.

Das ganze Verhalten dieser *sanguinea*-Königin war offenbar auf Adoption bei den alten Hilfsameisen gerichtet, nicht auf Raub und Erziehung einer jungen Hilfsameisengeneration; es glich vielmehr demjenigen einer *truncicola*-Königin als einer *sanguinea*- oder *rufa*-Königin: passive Resistenz gegen die *fusca*-Arbeiterinnen und völlige Indifferenz gegen die *fusca*-Puppen. Dass 2 von den 3 alten *fusca* während der 4 Tage und Nächte dauernden Angriffe schließlich durch einen Biss der *sanguinea*-Königin getötet wurden, ließ sich nur vermuten, ebenso wie es 1906 bei der Aufnahme einer *truncicola*-Königin in einem *fusca*-Nest der Fall gewesen war (1908, S. 356, dritter Versuch).

c) In meinen Tagebuchnotizen sind vom 27. August 1909 2 unter Steinen gelegene *sanguinea*-Kolonien in Hoscheid (Ösling, N. Luxemburg)[15]) erwähnt, jede mit einer Königin und Arbeiterkokons. Die eine zählte ungefähr 50 mittelgroße Arbeiterinnen, die andere nur etwa 20 und zwar kleine; letztere hatte auch weniger Puppen als erstere. Ich halte beide Kolonien nicht für junge *sanguinea*-Kolonien, sondern für zersplitterte Zweige alter, durch *Lomechusa*-Zucht degenerierter Kolonien, die auf der betreffenden,

15) Als Sklaven fand ich in allen *sanguinea*-Nestern von Hoscheid nur *F. fusca*.

486 m über dem Meer liegenden Bergkuppe zahlreich von mir gefunden wurden. Die Zweige solcher zersplitterter Kolonien täuschen manchmal, wie schon oben (bei Viehmeyer's Bericht oben S. 461) erwähnt wurde, junge, erst im Entstehen begriffene Kolonien vor, wenn sie zufällig keine Pseudogynen enthalten. Letztere sind nach den in meinen Versuchsnestern gemachten Erfahrungen meist kurzlebiger als die Arbeiterinnen und verschwinden daher rascher aus dem Neste. In einigen Fällen gelang es durch Experiment, die Zusammengehörigkeit von weit (viele Meter) voneinander entfernten Kolonien nachzuweisen. So hatte ich z. B. am 26. August auf jener Bergkuppe bei Hoscheid eine schwache, kaum 80 Arbeiterinnen zählende *sanguinea*-Kolonie ausgegraben, deren Nest unter kleinen Grauwackesschiefern in einem morschen Wurzelstrunk sich befand und 3 *Lomechusa*, 4 *Microdon*-Larven und Weibchen und Arbeiterinnen von *Leptothorax acervorum* enthielt; Pseudogynen fanden sich nicht in der Kolonie, auch keine Königin von *sanguinea*. Die Mehrzahl der Arbeiterinnen wurde mit den Gästen in ein Beobachtungsglas gesetzt. Am 28. August gab ich in dasselbe 3 Königinnen aus einer wenigstens 15—20 m entfernten *sanguinea*-Kolonie, welche ca. 300 Arbeiterinnen, eine Anzahl Pseudogynen, darunter auch frischentwickelte, 30—40 *fusca*-Sklaven und 35 alte Königinnen enthielt; auch dieses Nest war ausgegraben worden, aber ohne *Lomechusa* zu finden. Die 3 Königinnen wurden von den *sanguinea* des Beobachtungsglases unmittelbar aufgenommen, als ob sie aus demselben Neste stammten. Ich musste daraus schließen, dass es um Zweige ein und derselben Kolonie sich handle. In der Umgebung des Nestes mit den vielen Königinnen, aber doch viele Meter von demselben entfernt, fand ich am 28. August noch mehrere andere, schwächere *sanguinea*-Kolonien, welche meist unter 100 Arbeiterinnen, aber mehrere Königinnen besaßen. Ich sehe sie alle für durch *Lomechusa*-Zucht zersplitterte Zweige einer und derselben sehr alten Kolonie an. Ähnliche Fälle von Zersplitterung einer *sanguinea*-Kolonie durch die Pflege von *Lomechusa* und ihrer Larven konnte ich auch früher schon bei der Statistik von 410 *sanguinea*-Kolonien bei Exaten (Holland) von 1895—1899 konstatieren, wenngleich die einzelnen Zweige meist viel volkreicher blieben als auf dem stärker mit *Lomechusa* infizierten Gebiete bei Hoscheid. So erwiesen sich z. B. die Exatener Kolonienummern 2, 2a, 2b, 3, 3a und 4 als zu einer, Pseudogynen und *Lomechusa* enthaltenden, Kolonie gehörig; ferner die Kolonienummern 240, 240a, 169 und 169a desgleichen u. s. w. Es ist daher auf *sanguinea*-Gebieten, die von *Lomechusa* bewohnt werden, große Vorsicht nötig, wenn man kleine, anscheinend „junge" *sanguinea*-Kolonien findet, damit man sie nicht mit Zweigen einer alten, degenerierten Kolonie verwechsle; denn mit der Degeneration der Brutpflege infolge der *Lomechusa*-

Zucht geht auch die Körpergröße der Arbeiterinnen oft so weit zurück, dass sie derjenigen der ersten Generationen einer jungen Königin gleicht. Meist bietet die Beschaffenheit der Königinnen einen guten Anhaltspunkt zur Unterscheidung junger Kolonien von alten. In ersteren findet sich bei *sanguinea* fast immer nur eine, aber dicke Königin; in letzteren dagegen häufig mehrere, aber magere. Kommt zu letzterem Umstande noch die Anwesenheit von Pseudogynen hinzu, so kann man sicher auf eine alte, erst zersplitterte und dann wieder konzentrierte Kolonie schließen.

Die Tatsache, dass man auf *sanguinea*-reichen Gebieten nur äußerst selten ganz junge, in der Gründung begriffene Kolonien findet, bedarf bei der relativen Häufigkeit junger Kolonien anderer Ameisen (wie *F. fusca* und *rufibarbis*) jedenfalls einer Erklärung. Wahrscheinlich sind die folgenden zwei Momente hierfür zu berücksichtigen: Erstens, dass die Zweigkoloniebildung bei *sanguinea* ein sehr häufiger Vorgang ist, der zur Entstehung neuer bereits relativ volkreicher Nester mit eigenen Königinnen führt (1905, S. 201ff.; 1908, S. 377). Zweitens, dass bei *sanguinea*, namentlich in schwächeren Kolonien, auch die Aufnahme fremder Königinnen relativ leicht erfolgt (1908, S. 373 u. 377); sogar zwei Fälle von Aufnahme einer *pratensis*-Königin in *sanguinea*-Kolonien in freier Natur (Kol. Nr. 138 und 247 der *sanguinea*-Kolonien bei Exaten[16]) sind mir bekannt. Die in alten, degenerierten *sanguinea*-Kolonien so häufige Pleometrose kann daher zum Teil wohl auch auf Adoption fremder, nach dem Paarungsflug umherirrender Weibchen der eigenen Art zurückzuführen sein.

Wir hätten also bei *F. sanguinea* folgende Formen der Gründung neuer Niederlassungen durch befruchtete Weibchen zu unterscheiden:

1. Mit Hilfe von Arbeiterinnen der eigenen Kolonie: durch Zweigkoloniebildung.

2. Mit Hilfe von Arbeiterinnen fremder Kolonien der eigenen Art: durch Adoption von Weibchen aus fremden Kolonien.

3. Mit Hilfe von erwachsenen Arbeiterinnen der Hilfsameisenarten: durch Adoption von *sanguinea*-Weibchen in selbständigen Kolonien von *fusca* oder *rufibarbis*.

4. Mit Hilfe von gewaltsam geraubten Arbeiterpuppen der Hilfsameisenarten: Koloniegründung durch Puppenraub.

5. Mit Hilfe von Puppen der Hilfsameisenart, die bei Plünderung eines Sklavennestes von den *sanguinea*-Arbeiterinnen zurückgelassen worden sind: Koloniegründung durch Puppenfund (siehe oben S. 478).

---

16) Neues über die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien (Allg. Ztschr. f. Entomol. 1901—1902), S. 17 u. 19 Separ.

6. Mit Hilfe von Weibchen der Hilfsameisenart, indem ein *sanguinea*-Weibchen mit einem *fusca*- oder *rufibarbis*-Weibchen nach dem Paarungsfluge sich zusammenfindet: Koloniegründung durch Allometrose (siehe oben S. 462).

d) Am 30. August 1909 hatte ich bei Hoscheid zwei entflügelte *sanguinea*-Weibchen umherlaufend gefangen; sie wurden in ein Beobachtungsglas mit Erde gesetzt, wo sie, ohne sich zu bekämpfen (vgl. 1908, S. 371 ff.), bis zum 5. September blieben. An diesem Tage ließ ich sie in ein leeres Lubbocknest (b) einwandern, welches durch eine Glasröhre in Verbindung stand mit einem anderen Lubbocknest (a), das eine starke, mehrere Hundert Arbeiterinnen zählende *fusca*-Kolonie mit drei (eigenen) *fusca*-Königinnen enthielt, sowie auch zahlreiche Arbeiterkokons. Durch die Verbindung dieser beiden Nester sollte den *sanguinea*-Weibchen Gelegenheit gegeben werden, entweder durch Puppenraub oder durch Adoption ihre neue Kolonie zu gründen. Bald darauf kam eine *fusca*-Arbeiterin von (a) nach (b) herüber, griff aber die beiden, in der Nähe der Verbindungsröhre sitzenden *sanguinea*-Weibchen nicht an. Am 6. September saßen die letzteren immer noch in (b), meist in der Nähe der Verbindungsröhre mit (a). Diese war an der Seite des *fusca*-Nestes mit Erde verstopft, an der Seite nach (b) dagegen offen. Die *fusca* in (a) hatten offenbar die Anwesenheit der *sanguinea*-Königinnen bemerkt und sich deshalb gegen (b) abgeschlossen. Auch waren sie mit ihren Kokons in diejenige Ecke des Nestes (a) gewandert, welche von der Verbindungsröhre am weitesten entfernt war. Eine vereinzelte *fusca* ging aber auch heute im Neste (b) umher, wobei sie den *sanguinea*-Weibchen auswich, welche ihrerseits ebensowenig Aggressive gegen die *fusca* zeigten. Am 7. September derselbe Stand. Jedoch war jetzt die Verbindungsröhre zwischen beiden Nestern auch auf der (b)-Seite mit Erde verstopft und bedeckt worden durch die beiden *sanguinea*-Weibchen. Da dieselben keine Miene machten, in das *fusca*-Nest einzudringen, nahm ich eine am Nachmittag heraus und ließ sie durch eine Glasröhre in ein anderes Lubbocknest einwandern, welches ca. 30 *fusca*-Arbeiterinnen und eine *exsecta*-Arbeiterin (ohne Kokons oder Larven) enthielt[17]). Als die *sanguinea*-Königin erschien, flüchteten die *fusca* sofort in die äußerste Ecke des Nestes, griffen sie aber bald darauf so heftig an, dass sie schon am Morgen des 8. September tot war. 5 *fusca* waren in dem Kampfe mit ihr getötet worden. Fast alle übrigen *fusca* hatten sich mit der *exsecta* in ein Anhangglas an der entgegengesetzten Seite des Nestes zurückgezogen, möglichst weit fort von dem *sanguinea*-Weibchen.

---

17) Die *fusca* dieses Nestes waren von den *exsecta* aus Arbeiterkokons erzogen worden, die ich ihnen gegeben hatte (siehe *exsecta-fusca* II, 1908, S. 726 ff.).

Die im Lubbocknest (b) zurückgelassene *sanguinea*-Königin saß am 8. September immer noch allein dort. Obwohl jetzt die ganze Verbindungsröhre nach (a) von den *fusca* mit Erde angefüllt worden war, hätte sie sich doch leicht hindurchgraben können, um nach (a) zu gelangen. Da dies nicht geschah, gab ich an diesem Tage in das Nest (b) 50 Arbeiterkokons von *F. rufibarbis*. Die *sanguinea*-Königin begann sofort, die Kokons zusammenzutragen. Bei Erhellung des Nestes ergriff sie stets einen Kokon, um mit demselben zu flüchten.

Am Morgen des 9. September war von ihr schon eine junge, noch weißgelbe *rufibarbis*-Arbeiterin aus dem Kokon gezogen worden. Die *fusca* in (a) saßen noch immer an der von der Verbindungsröhre nach (b) am weitesten abgelegenen Stelle ihres Nestes; 3 Arbeiterinnen hielten jedoch Wache an der Mündung der verstopften Verbindungsröhre. Am 10. September waren schon 2 junge *rufibarbis* vom *sanguinea*-Weibchen aus den Kokons gezogen, ferner 2 noch weiße Puppen. Die *sanguinea*-Königin hatte nun auf ihrer Seite den Eingang der Verbindungsröhre ringsum mit Erde zugebaut, um das Eindringen der *fusca* zu verhindern. Am Nachmittag holte ich aus demselben *rufibarbis*-Neste, aus welchem am 8. September die Kokons genommen worden waren, 3 alte *rufibarbis*-Arbeiterinnen mit 8 Arbeiterkokons und setzte sie in ein Glas, das mit einer der Öffnungen im Holzrahmen des Lubbocknestes (b) verbunden wurde, wo die *sanguinea*-Königin mit den *rufibarbis*-Kokons und den 2 frischentwickelten Arbeiterinnen aus der nämlichen Kolonie sich befand. Eine alte *rufibarbis*, die nach (b) hinüberging, ergriff sofort einen der dort liegenden Kokons, um ihn in das Anhangglas zu tragen. Sofort begann die *sanguinea*-Königin damit, die übrigen Kokons an die entgegengesetzte Seite des Nestes zu bringen. Bald darauf tötete sie eine der alten *rufibarbis*, von welcher sie angegriffen worden war. Am Abend hingen auch die Leichen der zwei anderen alten *rufibarbis* an den Beinen der *sanguinea*-Königin. Im Laufe des Nachmittags hatte ich noch 60 weitere Arbeiterkokons aus demselben *rufibarbis*-Neste in das Lubbocknest (b) gegeben. Am Morgen des 11. September lief die *sanguinea*-Königin unruhig im Neste umher, kehrte aber dann zu den von ihr zusammengetragenen Kokons zurück. Es waren bereits 4 frischentwickelte *rufibarbis* vorhanden, die bei ihr saßen, 2 davon noch weißlich. Die *fusca* des Nachbarnestes (a) waren unterdessen in die Mitte ihres Nestes zurückgekehrt und schienen keine Gefahr mehr von der *sanguinea*-Königin in (b) zu wittern.

Am 13. September hatte das *sanguinea*-Weibchen eine dichte Erdwand an einem Ende des Nestes (b) erbaut, welche die *rufibarbis*-Kokons und die (jetzt 5) von ihr erzogenen jungen Hilfsameisen vom übrigen größeren, leeren Teile desselben Beobachtungsnestes

ringsum abschloss. Am 17. September waren 7 *rufibarbis* entwickelt. Nur noch etwa ein Dutzend *rufibarbis*-Kokons lagen in dem von der *sanguinea*-Königin umwallten Nestteil. Die übrigen (gegen 100) waren von *fusca*-Arbeiterinnen, die aus dem Nachbarnest (a) während der Nacht herübergekommen waren, gestohlen worden und lagen, weit von dem *sanguinea*-Nest entfernt, nahe an der Verbindungsröhre mit (a) aufgestapelt. Ungefähr die Hälfte dieser Kokons wurden von den *fusca* allmählich in ihr Lubbocknest (a) hinübergetragen und dort adoptiert. Ich unterbrach nun am 13. September die Verbindung zwischen (a) und (b), indem ich die Glasröhre fortnahm und die Nester schloss. In (b) waren 2 *fusca* mit etwa 50 *rufibarbis*-Kokons zurückgeblieben.

Am 16. September waren 8 junge *rufibarbis* bei der *sanguinea*-Königin zu sehen. Die bereits ausgefärbten unter ihnen beteiligten sich jetzt auch an der Aufführung von Erdwänden gegen den übrigen Nestraum, wo die 2 *fusca* mit den gestohlenen Kokons saßen. Die bei der *sanguinea*-Königin zurückgebliebenen (10—12) Kokons schienen bereits viel reifer zu sein (dunkler durchscheinend) als die bei den *fusca* liegenden; ob diese Beschleunigung der Entwickelung mit der Pflege der Kokons durch die *sanguinea*-Königin zusammenhing, wage ich nicht zu entscheiden. Weder im Neste (b) noch im Neste (a) hatten die *fusca* bisher eine *rufibarbis* aus den Kokons gezogen.

Am 17. September noch derselbe Stand in (a) und (b). Am 19. lag jedoch die *sanguinea*-Königin tot und mit abgetrenntem Kopfe in dem umwallten Nestteil von (b), etwas abseits von den 8 durch sie erzogenen *rufibarbis*. Dass sie von letzteren getötet wurde, ist sehr unwahrscheinlich; vermutlich starb sie an den Folgen der Kämpfe mit den alten *rufibarbis* (10. September), die einer sehr großen, kräftigen Rasse angehört hatten.

Die 2 *fusca*, welche außerhalb des Walles des *sanguinea*-Nestes in (b) sich aufhielten, hatten unterdessen 7 junge, noch ganz weißliche *rufibarbis* aus den Kokons gezogen; 3 derselben waren getötet, 4 lebten noch. Im Lubbocknest (a) war jedoch aus den gleich zahlreichen *rufibarbis*-Kokons noch keine einzige Ameise erzogen worden. Am 22. September ebenso. Dagegen waren an diesem Tage im Neste (b) bereits 12 junge *rufibarbis* bei den 2 *fusca*, welche sie erzogen hatten, zu sehen; sie schienen ganz adoptiert zu sein. Die von der verstorbenen *sanguinea*-Königin aufgezogenen 8 *rufibarbis* hielten sich, obwohl aus Puppen der nämlichen Kolonie stammend, mit dem Reste ihrer Puppen völlig getrennt von ihren durch *fusca* erzogenen Schwestern.

Ich verband jetzt wieder die beiden Nester (a) und (b) durch eine Glasröhre, um zu sehen, wie die durch *fusca* in (b) erzogenen und adoptierten jungen *rufibarbis* von den *fusca* derselben Kolonie

in (a) behandelt werden würden. Am 23. hatten die 2 *fusca* mit ihren Koloniegenossen in (a) sich wieder vereinigt und alle Kokons waren in das letztere Nest herübergeschafft; die jungen von den *fusca* in (b) aufgezogenen *rufibarbis* waren jedoch sämtlich getötet worden und lagen vor dem Eingang der Verbindungsröhre beider Nester in (a). Am 26. waren mehrere Dutzend junger, noch weißgelber *rufibarbis* im Neste (a) aus den Kokons gezogen worden, lagen aber alle als Leichen in der Mitte des Nestes aufgehäuft, teilweise stark angefressen.

Eine definitive Aufnahme von *rufibarbis*-Arbeiterinnen in einer selbständigen *fusca*-Kolonie findet also selbst dann nicht statt, wenn die *rufibarbis* durch isolierte Arbeiterinnen jener Kolonie erzogen worden sind, obwohl *fusca* und *rufibarbis* nahe verwandte Rassen derselben Art sind. Neue Versuche über die Aufzucht von *fusca*-Kokons durch *rufa* und *truncicola* werden unten folgen.

In bezug auf die Koloniegründung von *sanguinea* ergab die ebenerwähnte Versuchsreihe keine neuen Resultate. Sie zeigt jedoch, dass das Benehmen der *sanguinea*-Weibchen gegenüber den Arbeiterkokons der Hilfsameisenarten ein sehr verschiedenes sein kann. Die *rufibarbis*-Kokons wurden von der Königin der letzten Versuchsreihe mit großem Eifer in Beschlag genommen und erzogen, während die obenerwähnte *sanguinea*-Königin (S. 479) für die *fusca*-Kokons nicht das geringste Interesse gezeigt hatte. Und doch stammten beide Königinnen aus Gegenden, wo ich (sowohl bei Lippspringe als bei Hoscheid) stets *fusca*, und zwar nur *fusca*, als Hilfsameisen in den *sanguinea*-Kolonien gefunden hatte. Inwieweit die Verschiedenheiten des individuellen Verhaltens der *sanguinea*-Königinnen bei ihrer Koloniegründung auf äußere Umstände oder auf ererbte Anlagen zurückzuführen ist, können erst spätere Forschungen ergeben. Möglicherweise stellen auch die *sanguinea*-Kolonien ein und derselben Gegend einen aus verschiedenen Biotypen gemischten Phänotypus dar, ähnlich wie die Gerstenpflanzen eines und desselben Ackers nach Johannsen[18]).

4. Tötung von *sanguinea*-Arbeiterinnen durch die eigenen Sklaven (*fusca*).

(Zu 1909, Kap. 2, S. 599 ff.)

In einem meiner Versuchsnester machte ich 1908 und 1909 interessante Beobachtungen über das anormale Verhalten von *fusca*-Sklaven zu den *sanguinea*-Arbeiterinnen, die von ihnen selber aus den Eiern der *sanguinea*-Königinnen der betreffenden gemischten Kolonie erzogen worden waren.

Das Beobachtungsnest war, wie bei den früheren Versuchen

18) Elemente der exakten Erblichkeitslehre, Jena 1909.

von 1897, 1898, 1900—1907[19]) eigens eingerichtet worden, um die Frage zu beantworten, ob die Pseudogynen blastogenen Ursprungs seien, d. h. auf einer bestimmten Keimesbeschaffenheit der betreffenden *sanguinea*-Königinnen beruhen oder nicht. Die beiden ersten dieser Versuche waren resultatlos verlaufen, weil die Kolonie einging. Der dritte Versuch hatte das positive Ergebnis, dass in dem Neste, welches zwei Königinnen aus einer stark pseudogynenhaltigen Kolonie mit Arbeiterinnen (*sanguinea* und *rufibarbis*) aus normalen Kolonien enthielt, von 1903—1907 alljährlich eine Anzahl kleiner, aber völlig normaler *sanguinea*-Arbeiterinnen erzogen wurden, niemals jedoch auch nur eine einzige Pseudogyne. Das Resultat war also das nämliche wie bei den Versuchen Viehmeyer's von 1902—1904[20]).

Die obige Bemerkung über das anormale Verhalten der *fusca*-Sklaven gegenüber den von ihnen erzogenen *sanguinea*-Arbeiterinnen bezieht sich auf einen vierten Versuch, welcher im Mai 1906 begann. Ich hatte aus einer pseudogynenhaltigen Kolonie vom Johannisberg bei Kayl (S. Luxemburg), welche zahlreiche stenonote entflügelte Weibchen enthielt[21]), 7 dieser Weibchen, ferner eine Anzahl Pseudogynen und Arbeiterinnen von *sanguinea* mitgenommen und in ein Lubbocknest einquartiert. Hier erhielten sie Arbeiterkokons von *fusca* aus normalen Kolonien zur Erziehung. Schon im September 1906 waren alle alten Pseudogynen und Arbeiterinnen von *sanguinea* in dem Beobachtungsneste gestorben, und es lebten nur noch 4 Weibchen mit etwa 50 seither erzogenen *fusca*-Sklaven. Die Sterblichkeit der *sanguinea* in diesem Neste erkläre ich mir daraus, dass sie aus einer sehr alten, durch langjährige *Lomechusa*-Zucht degenerierten Kolonie stammten; zudem scheinen die meisten der Weibchen unbefruchtet gewesen zu sein. Durch Aufzucht neuer Sklaven aus den im Neste noch vorhandenen *fusca*-Kokons stieg die Sklavenzahl bis November auf 80—100. Von den 4 Weibchen war unterdessen noch eines gestorben.

Im folgenden Jahre (1907) erschienen zwar seit Anfang März Eierklumpen und seit Anfang Mai auch junge Larven, aber sie wurden bis Ende Mai alle wieder aufgefressen. Im Januar 1908 waren wieder Eierklumpen vorhanden; es lebten noch 2 *sanguinea*-Weibchen und etwa 50 *fusca*-Sklaven im Neste. Am 23. März waren bereits zahlreiche Arbeiterlarven sichtbar, am 8. April schon

19) Näheres über diese Versuche siehe in: Ameisen und Ameisengäste von Luxemburg, III, 1909, S. 64—69.

20) Experimente zu Wasmann's *Lomechusa*-Pseudogynentheorie (Allg. Ztschr. f. Entomol. IX, 1904, Nr. 17—18).

21) Die große Zahl derselben ist wahrscheinlich durch nachträgliche Zentralisierung der früher in viele Zweignester zersplitterten Kolonie zu erklären. Vgl. Ameisen von Luxemburg, III, S. 52.

4 kleine Arbeiterkokons, die aber bis auf einen wieder verschwanden. Anfang Juni waren 10 Kokons da, am 15. zahlreiche, am 26. Juli nur noch 9; die übrigen Puppen waren wieder aufgefressen worden. Die am 29. Juni und den folgenden Tagen aus den Kokons gezogenen jungen Arbeiterinnen waren sämtlich normal, wenngleich klein; eine Pseudogyne war nicht darunter.

Insoweit bestätigte auch dieser Versuch die Ergebnisse des dritten, obenerwähnten. Aber merkwürdigerweise wurden die sämtlichen frischentwickelten *sanguinea*-Arbeiterinnen in dem Versuchsneste Nr. 4 von den eigenen *fusca*-Sklaven wie feindliche Ameisen umhergezerrt und vor der Ausfärbung getötet.

Ebenso ging es 1909. Am 8. Februar sah ich Eierklumpen im Neste, am 21. schon junge Larven, am 5. April bereits zahlreiche erwachsene Larven und 6 Arbeiterkokons. Am 28. Juni erhielt die Kolonie 20 Arbeiterkokons von *rufibarbis* zur Verstärkung, die jedoch sämtlich geöffnet und die Puppen gefressen wurden. Von den zahlreichen *sanguinea*-Kokons, die aus den Larven dieser Kolonie hervorgingen, wurden die meisten als Puppen verzehrt, und die aus den übrigen erzogenen Arbeiterinnen vor ihrer Ausfärbung durch die *fusca* getötet. Am 7. September waren außer den 2 Königinnen von *sanguinea* noch 20 *fusca*-Arbeiterinnen am Leben.

Das merkwürdige Verhalten der *fusca* dieser gemischten Kolonie gegen die aus den Eiern ihrer eigenen *sanguinea*-Königinnen stammenden und von ihnen selber erzogenen Arbeiterinnen erklärt sich vielleicht daraus, dass die *fusca*-Sklaven mehrere Jahre lang nur mit den *sanguinea*-Weibchen zusammengelebt hatten, bevor es zur Aufzucht der ersten Arbeiterinnen aus den Eiern der letzteren kam. Es scheint, dass infolgedessen der Arbeitergeruch von *sanguinea* auf sie einen fremden, „feindlichen" Eindruck machte. Anthropomorphistische Momente, wie „erwachendes Unabhängigkeitsgefühl der Sklaven" u. s. w. dürfen wir jedenfalls zur Erklärung dieser Erscheinung nicht herbeiziehen.

5. Neue Versuche mit *truncicola*-Weibchen 1909.

(Zu 1908, S. 354ff.; 1909, S. 684.)

In jener *truncicola*-Kolonie zu Lippspringe (bei Paderborn), die 1909 als Zentralkolonie für die Erziehung von *Atemeles pubicollis* diente[22]), hatte ich außer einer Anzahl geflügelter Weibchen auch einige ungeflügelte gefangen, die gleich ersteren auf der Nestoberfläche oder nahe beim Neste umherliefen. Zwei der letzteren, die

22) Siehe: Ursprung und Wesen der Symphilie (Biol. Centralbl. 1910, Nr. 3ff.), S. 100.

einen etwas dickeren Hinterleib hatten und vielleicht befruchtet waren[23]), nahm ich zu Versuchszwecken mit. Das erste derselben wurde am 18. Juli in ein Beobachtungsglas mit Nestmaterial aus dem *truncicola*-Haufen gesetzt, und 5 unbedeckte Arbeiterpuppen und 4 Arbeiterkokons von *fusca* dazu gegeben. Das Weibchen grub sich eine Höhlung im Nestmaterial und trug auch einige der unbedeckten *fusca*-Puppen hinein. Weiterhin gab es sich jedoch mit der Pflege der Kokons und Puppen von *fusca* gar nicht ab. Ich setzte deshalb am 20. Juli ungefähr zwei Dutzend *truncicola*-Arbeiterinnen aus der nämlichen Kolonie hinzu, um durch sie die *fusca*-Puppen erziehen zu lassen. (Die Fortsetzung dieses Versuches siehe im 6. Abschnitte.) Das zweite entflügelte *truncicola*-Weibchen, das ich unmittelbar neben dem Nesthaufen jener Kolonie einige Tage später fing, wurde ebenfalls in dieses Beobachtungsglas gesetzt.

Nach Luxemburg zurückgekehrt übertrug ich am 18. August die beiden *truncicola*-Weibchen in ein leeres Lubbocknest (b), in welches ich vorher ca. 50 Arbeiterkokons von *fusca* getan hatte. Dann verband ich dieses Nest durch eine Glasröhre mit einem anderen Lubbocknest (a), in welchem eine starke *fusca*-Kolonie mit 3 Königinnen sich befand[24]). Die beiden *truncicola*-Weibchen leckten eifrig an dem Zucker, den ich in das Lubbocknest (b) gestreut hatte, um die *fusca* aus dem Neste (a) herüberzulocken. Gewöhnlich saßen die beiden Weibchen nahe beisammen. Einzelne *fusca*-Arbeiterinnen, die von (a) kamen, griffen die *truncicola*-Weibchen nicht an, sondern begannen sofort, die *fusca*-Kokons aus (b) nach (a) zu tragen. Nach zwei Stunden waren sämtliche Kokons hinübergebracht. Die *truncicola*-Weibchen hatten sich um dieselben gar nicht gekümmert; sie saßen, ohne von den vorüberkommenden *fusca* behelligt zu werden, nahe am Eingang der Verbindungsröhre beider Nester. Am 19. August morgens hatten sie den Eingang der Röhre mit Material aus dem *truncicola*-Nest verschlossen. Am 20. derselbe Stand; die beiden *truncicola*-Weibchen saßen immer noch in (b), nahe vor dem verstopften Eingang der Verbindungsröhre. Am 21. nahm ich eines der beiden Weibchen heraus und setzte es in das Vornest eines *truncicola*-Lubbocknestes, in welchem ich zahlreiche *truncicola*-Arbeiterinnen aus derselben Lippspringer Kolonie mit den von ihnen erzogenen *fusca*-Arbeiterinnen hielt. Vier *truncicola*, die im Vorneste anwesend waren, nahmen das Weib-

23) Männchen von *truncicola* habe ich in dieser Kolonie 1909 nicht gefunden, wohl aber eine sonderbare gynendromorphe Form mit männlicher Präponderanz, die anderswo beschrieben werden soll. Zwei andere *truncicola*-Kolonien auf demselben Gebiete hatten dagegen zahlreiche Männchen; eine Befruchtung der obigen Weibchen auf der Nestoberfläche durch fremde Männchen ist daher nicht ausgeschlossen.

24) Mit diesem Doppelnest wurden auch die oben (S. 482) erwähnten Versuche angestellt.

chen sofort auf; am 22. lag es jedoch tot im Vorneste, ohne dass sich die Todesursache feststellen ließ.

Das andere im Lubbockneste (b) zurückgelassene Weibchen blieb von den benachbarten *fusca* völlig unbehelligt; den Eingang zur Verbindungsröhre hatte es jetzt durch einen kleinen Haufen Erde und Nestmaterial bedeckt. Es schien vor dem *fusca*-Neste „Quarantaine" zu halten, ähnlich wie die *Atemeles* es meist tun, wenn sie beim Nestwechsel zu einer fremden Wirtsart übergehen; dadurch nehmen sie allmählich den Nestgeruch der letzteren an, wodurch ihre Aufnahme erleichtert wird. Endlich, am 23. August morgens, saß die *truncicola*-Königin mitten im *fusca*-Nest (a). Der kleine Erdhaufen, der den Eingang der Verbindungsröhre von (b) nach (a) verschlossen hatte, zeigte ein Loch, durch welches sie während der Nacht hinübergegangen war. Sie saß jetzt auf der Unterseite der oberen Glasscheibe des *fusca*-Nestes, unmittelbar über einer Anzahl *fusca* und Arbeiterkokons; auch bei der Erhellung des Nestes wurde sie von den *fusca* nicht angegriffen. Eine von den 3 *fusca*-Königinnen des Nestes (a) hatte sich allein in eine Ecke geflüchtet, abseits von den übrigen Ameisen. Ob das mit der Ankunft der *truncicola*-Königin zusammenhing, wage ich nicht zu entscheiden; später kehrte sie wieder unter die Arbeiterinnen zurück. Bald darauf sah ich, wie eine *fusca* das *truncicola*-Weibchen mit den Fühlern streichelte, während eine andere es an einem Beine festhielt. Einige Stunden später hatten die *fusca* ihre Kokons und Larven von der Stelle, wo die *truncicola*-Königin saß, fortgebracht; 3 *fusca*-Arbeiterinnen waren bei ihr, von denen eine auf ihrem Rücken herumstieg und sie zu beißen suchte; die anderen verhielten sich ganz friedlich gegen sie; sie reagierte auch nicht gegen die vorübergehenden Angriffe einzelner Arbeiterinnen, sondern blieb, abgesehen von ihren beschwichtigenden Fühlerschlägen, völlig passiv. Allmählich wurden die Angriffe häufiger; um 2 Uhr nachmittags wurde die *truncicola*-Königin von 2 *fusca* umhergezerrt, um 4 Uhr von einer; dann blieb sie wieder unbehelligt, saß aber jetzt abseits von den um ihre Königinnen und ihre Kokons versammelten *fusca*.

Am Morgen des 24. August saß sie allein und fern von den *fusca* nahe dem Eingang der nach (b) führenden Verbindungsröhre. Sie verhielt sich dort völlig unbeweglich und wurde von den ihr begegnenden *fusca* nicht angegriffen, sondern nur mit den Fühlern berührt. Von da ab wurde ihre Anwesenheit überhaupt vollkommen ignoriert, aber sie machte auch ihrerseits keine neuen Annäherungsversuche an die *fusca*, sondern blieb an jenem Platze sitzen bis zum 3. September. Am 2. sah ich, wie einige *fusca* sich ihr näherten und sie mit den Fühlern streichelten. Am 5. vormittags wurde sie von mehreren *fusca* an den Fühlern und Beinen umhergezerrt,

während 2 andere ihren Kopf und ihren Hinterleib beleckten; sie schien bereits halbtot. Am 6. September lag ihr Hinterleib vom Vorderkörper getrennt; sie war definitiv getötet worden.

Wenn die *fusca*-Kolonie, mit deren Nest ich diese *truncicola*-Königin in Verbindung gesetzt hatte, nicht so stark gewesen wäre (einige Hundert Arbeiterinnen mit 3 Königinnen), wäre höchstwahrscheinlich ihre Aufnahme erfolgt, da ihr erster Annäherungsversuch am 23. August ohne Feindseligkeiten von Seite der *fusca* gelungen war. Neue Versuche sollen mit einer schwachen *fusca*-Kolonie angestellt werden, die nur 1 Königin besitzt, um zu sehen, ob die *truncicola*-Königin vielleicht gleich der *rufa*-Königin (1909, S. 663 ff.) nach ihrer Aufnahme die Königin der Hilfsameisenart tötet. Meine früheren Versuche (1908, S. 354 ff.) waren mit weisellosen Beobachtungsnestern von *fusca* angestellt worden.

6. Neue Versuche über die Aufzucht von *fusca*-Arbeiterinnen durch *Formica truncicola*.

(Zu 1905, S. 167 ff.; 1908, S. 321 ff., 726 ff.; 1909, S. 600.)

Bei meinen früheren Versuchen zeigten die Arbeiterinnen von *F. truncicola* und *exsecta*, deren Weibchen ihre Kolonien durch Adoption bei *fusca* gründen, nach dem Aussterben ihrer ursprünglichen Hilfsameisen in der betreffenden Kolonie immer noch die Neigung, *fusca*-Arbeiterinnen zu erziehen, während die Arbeiterinnen anderer Arten gar nicht, und jene von anderen Rassen der eigenen Art (*truncicola* 1908, S. 326) nur in geringerer Zahl aufgezogen wurden. Ja sogar in alten, bereits mehr als 6jährigen Kolonien, deren Arbeiterinnen keine individuelle Erinnerung (Geruchsgedächtnis) an die ursprünglichen Hilfsameisen mehr haben konnten, blieb diese Neigung bestehen.

Neue Versuche über die Aufzucht von *fusca*-Puppen durch *truncicola*-Arbeiterinnen einer alten, schon lange selbständigen Kolonie begann ich im Juli 1909 in Lippspringe. In ein Beobachtungsglas, welches 2 entflügelte Weibchen und 20 Arbeiterinnen jener Kolonie enthielt, waren auch 5 unbedeckte Arbeiterpuppen und 4 Arbeiterkokons von *fusca* gegeben worden (siehe oben S. 488). Am 21. Juli wurden noch 80 Arbeiterkokons von *fusca* dazu gesetzt, am 22. noch 20 alte *truncicola*-Arbeiterinnen. Die *truncicola* adoptierten zwar die *fusca*-Kokons und schichteten sie auf; aber sie gaben sich mit der Pflege derselben weniger eifrig ab als die Luxemburger *truncicola* bei meinen früheren Versuchen es getan hatten. Sie öffneten jedoch die Kokons nicht, um die Puppen zu fressen, wie sie es mit Puppen fremder Arten zu tun pflegen. Auch einige erwachsene Arbeiterlarven von *fusca* waren mit den Kokons am 21. ihnen gegeben worden; auch diese wurden nicht gefressen, sondern adoptiert. Am 1. August war noch keine *fusca*-Arbeiterin

erzogen. Ich gab nun abermals ca. 100 Arbeiterkokons und unbedeckte Puppen von *fusca* in das Beobachtungsglas und nahm dasselbe später nach Luxemburg mit. Am 17. August war noch keine *fusca*-Arbeiterin zu sehen; die Kokons wurden immer noch gepflegt, aber die unbedeckten Puppen waren gefressen worden. Am 18. bemerkte ich endlich eine bereits ausgefärbte *fusca*-Arbeiterin, als ich die Ameisen aus dem Beobachtungsglas in ein Lubbocknest überwandern ließ. Von da an nahm die Zahl der *fusca* täglich zu; am 19. waren schon 5 sichtbar. Am 20. gab ich in ein Vornest noch ca. 200 neue Arbeiterkokons von *fusca* aus Luxemburg; sie wurden von den Lippspringer *truncicola* sofort abgeholt und im Hauptnest aufgespeichert. Am 25. August waren schon gegen 50 *fusca*-Arbeiterinnen aufgezogen, viele darunter noch unausgefärbt; sie wurden von den *truncicola* niemals gewaltsam behandelt, sondern völlig wie ihresgleichen. Am 3. September betrug die Zahl der *fusca* schon ungefähr 100, am 5. September 150, gegenwärtig (Januar 1910) mehrere Hunderte.

Im Vergleich zu meinen früheren Versuchen mit *truncicola* von Luxemburg ergab sich nur insofern ein Unterschied, als die Lippspringer *truncicola* sich in den ersten Wochen mit der Pflege der *fusca*-Kokons weniger eifrig abgaben, als es bei den Luxemburger Versuchen der Fall gewesen war. Vielleicht waren hieran auch die beschränkten Verhältnisse in dem Beobachtungsglase teilweise schuld; denn nach der Übersiedlung in das Lubbocknest ging die Erziehung der *fusca* rasch voran.

7. Vergleichsversuche über die Aufzucht von *fusca*-Arbeiterinnen durch *Formica rufa*.

(Zu 1908, S. 330ff. und 1909, S. 601.)

Zu derselben Zeit, als ich im Juli 1909 die neuen Versuche über Erziehung der *fusca*-Puppen durch *F. truncicola* begann, richtete ich auch ein Kontrollnest ein mit *F. rufa*. Es wurden ungefähr 50 Arbeiterinnen einer großen, hellen *rufa*-Form in ein Beobachtungsglas mit Nestmaterial gesetzt und ihnen über 100 unbedeckte Arbeiterpuppen von *fusca* und einige wenige Arbeiterkokons gegeben. Wenn die Erziehung der *fusca* durch *truncicola* einfach darauf beruhte, dass einige „zufällig“ in dem fremden Neste zur Entwickelung gekommene *fusca* durch die Arbeiterinnen der anderen Art adoptiert wurden, wie es Darwin's Hypothese vom Ursprung der Sklaverei bei *F. sanguinea* annimmt (vgl. 1905, S. 117ff. und 1909, S. 601), so war zu erwarten, dass in dem Kontrollneste von *rufa* ein weit größerer Prozentsatz von *fusca* zur Entwickelung kommen würde, da hier eine große Zahl unbedeckter Arbeiterpuppen von *fusca* vorhanden war, die einer

Hilfe beim Ausschlüpfen viel weniger bedurften als die in Kokons eingeschlossenen „bedeckten" Puppen.

Am 17. August waren jedoch sämtliche *fusca*-Puppen und Kokons in dem *rufa*-Neste teils gefressen, teils verschimmelt. Die *rufa* hatten sich mit ihrer Pflege gar nicht abgegeben und es war auch keine *fusca*-Arbeiterin „zufällig" zur Entwickelung gekommen. Dieser Versuch bestätigt somit die früheren Ergebnisse, dass eine Aufzucht von *fusca*-Puppen durch *rufa*-Arbeiterinnen alter Kolonien nicht stattfindet.

8. Weitere Schicksale der natürlichen Adoptionskolonie *rufa-fusca* I. von Luxemburg.

(Zu 1908, S. 260ff.; 1909, S. 601, Anm. 1.)

Nachdem, wie 1909, S. 601 berichtet wurde, diese Kolonie in dem Versuchsneste fast ausgestorben war, und außer der *rufa*-Königin nur noch 5 *rufa*-Arbeiterinnen am Leben waren, hatte sich aus den ihnen gegebenen, aber völlig vernachlässigten Arbeiterkokons von *fusca* eine Arbeiterin selbst befreit (30. Juni 1909). Am 1. Juli sah ich eine zweite *fusca*, die gerade im Begriffe war, aus dem durchbissenen Kokon sich selbst zu befreien. Von einer *rufa*, die hinzukam, wurde sie hierbei nicht unterstützt, sondern mit geöffneten Kiefern angefahren und umhergezerrt wie eine feindliche Ameise. Diese beiden *fusca* zogen dann bis zum 6. Juli noch 5 weitere Gefährtinnen aus den Kokons, so dass also jetzt 7 *fusca* vorhanden waren, die sich mit der Königin und den 3 noch übrigen *rufa*-Arbeiterinnen alliierten. Die Kolonie sollte nun durch neue *fusca*-Hilfsameisen verstärkt werden. Mein Kollege P. H. Klene S. J. gab ihr deshalb während meiner Abwesenheit eine große Zahl Arbeiterkokons von *fusca*. Als ich zurückkam, waren am 16. August schon ca. 60 *fusca* aufgezogen; von den *rufa*-Arbeiterinnen lebte noch eine. Am 4. September gab ich ihnen abermals etwa 100 Arbeiterkokons von *fusca*. Am 27. September waren ca. 150 *fusca*-Arbeiterinnen bei der *rufa*-Königin vorhanden; die letzte *rufa*-Arbeiterin war unterdessen gestorben. Die Kolonie war hiermit wieder im Stadium 1 angelangt, in welchem sie sich vor ihrer Entdeckung (April 1906) im Jahre 1905 befunden hatte.

Auch in diesem Versuchsneste hat somit keine Aufzucht von *fusca*-Puppen durch *rufa*-Arbeiterinnen stattgefunden, obwohl es sich um eine junge, natürliche Adoptionskolonie *rufa-fusca* handelte, und die *rufa*-Arbeiterinnen dieses Nestes von den *fusca* erzogen worden waren. Wie schon 1909, S. 601 bemerkt wurde, ist dieses Verhalten der *rufa* gegen die Arbeiterkokons von *fusca* wahrscheinlich dadurch zu erklären, dass bei den Weibchen von *rufa* die Koloniegründung mit *fusca* noch nicht obligatorisch, sondern bloß fakultativ ist.

9. Aufnahme fremder Königinnen bei *F. rufa*.

(Zu 1905, S. 198.)

Da die Weibchen von *F. rufa* ihre neuen Niederlassungen gewöhnlich durch Zweigkoloniebildung mit Hilfe von Arbeiterinnen der eigenen Kolonie gründen, ist es von besonderem Interesse, wie sich die *rufa*-Arbeiterinnen gegenüber befruchteten Weibchen fremder Kolonien verhalten. Wenn sie dieselben relativ leicht aufnehmen, sind die *rufa*-Weibchen um so seltener genötigt, bei *fusca*-Arbeiterinnen sich adoptieren zu lassen. Schon auf Grund der früheren Versuche hatte ich festgestellt, dass die Adoption von Königinnen fremder Kolonien bei *F. rufa* ohne besondere Schwierigkeiten erfolgt. Im Juli 1909 (Lippspringe) stellte ich hierüber noch die zwei folgenden Versuche an.

Am 29. Juli wurde eine *rufa*-Königin, die aus einer Kolonie von kleiner, dunkler Rasse (der Var. *rufo-pratensis* sich nähernd) gefangen worden war, in ein Beobachtungsglas gesetzt, welches 80 *rufa*-Arbeiterinnen einer fremden Kolonie von sehr großer, reiner Rasse enthielt. Anfangs wurde sie von mehreren Arbeiterinnen an den Fühlern und Beinen umhergezerrt und sogar mit eingekrümmtem Hinterleib gebissen; andere Arbeiterinnen dagegen begannen sie zu belecken. Nach 5 Minuten hatten die Misshandlungen aufgehört; die fremde *rufa*-Königin war völlig aufgenommen, wurde von den Arbeiterinnen konstant umlagert, mit den Fühlern gestreichelt, beleckt und gefüttert.

Am 4. August nahm ich abermals aus einer anderen *rufa*-Kolonie von kleiner, der Var. *rufo-pratensis* nahestehenden Rasse eine Königin und setzte sie in ein Beobachtungsglas zu 50 großen, hellen Arbeiterinnen von reiner *rufa*-Rasse. Der Vorgang spielte sich genau ebenso ab wie beim obigen Versuch. Anfangs vorübergehendes Umherzerren, dann Beleckung durch einzelne Arbeiterinnen, dann in wenigen Minuten vollständige Aufnahme.

Da befruchtete Weibchen, die schon als Königinnen in fremden Kolonien gelebt haben, schwerer aufgenommen werden als solche, die gerade vom Paarungsfluge kommen, haben diese Versuche um so mehr Beweiskraft für die Adoption der letzteren durch Arbeiterinnen der eigenen Art.

10. Temporärer sozialer Parasitismus bei *Lasius*-Arten.

Für diesen Gegenstand verweise ich auf die Arbeit Nr. 172 „Über gemischte Kolonien von *Lasius*-Arten“ (Zool. Anz. XXXV, Nr. 4—5, 9. November 1909, S. 129—141), woselbst außer einer kritischen Übersicht über die bisher berichteten Fälle auch eine neue temporär gemischte Kolonie von *Lasius umbratus* mit *niger* erwähnt ist.

[Über die Aufnahme von Königinnen des *Lasius umbratus* in Versuchsnestern von *Lasius niger* berichtete W. C. Crawley 1909[25]). Diese Versuche, welche mir erst nach Erscheinen meiner obigen Arbeit bekannt wurden, ergänzen meine Beobachtungen über eine natürliche *mixtus-niger*-Kolonie.

Wheeler macht mich darauf aufmerksam, dass er schon 1905[26]) mehrere gemischte Kolonien von *Lasius*-Arten aus Nordamerika erwähnt hat. Zwei derselben bestanden aus *Lasius myops* und *americanus* (Rockford, Ill.), vier aus *Lasius latipes* und *americanus* (Colebrook, Conn.). Alle diese Kolonien waren klein, und eine Königin war in ihnen nicht zu finden. Er glaubte, ihre Entstehung (mit Adlerz) durch Puppenraub (Dulosis) erklären zu sollen.]

11. Über zusammengesetzte Nester von *Leptothorax*-Arten mit anderen Ameisen.

(Zu 1909, S. 633 und 692.)

Über die mannigfaltige Lebensweise der *Leptothorax*-Arten in Gesellschaft fremder Ameisen, auf welche schon Wheeler 1901 aufmerksam machte, sind folgende Beobachtungen vom Juli und August 1909 hier noch zu erwähnen.

Leptothorax acervorum ist bei Lippspringe (Westf.) in alten Strünken unter Rinde sehr häufig. Die Kolonien dieser Ameise begegneten mir dort wiederholt in den Nestern von *Formica truncicola*, *rufa*, *sanguinea*, *fusca*, *Myrmica ruginodis* und *laevinodis*, d. h. bei fast allen an oder in morschen Strünken daselbst bauenden Ameisenarten. Nur mit *Lasius niger* scheint sich der *Leptothorax* nicht so häufig zusammenzufinden, weil die Körpergröße beider weniger verschieden ist.

Es handelte sich in den obenerwähnten Fällen stets um durchaus friedliche Formen zusammengesetzter Nester. Meist wohnten die *Leptothorax* abseits von den größeren Ameisen in Spalten des Holzes oder der Rinde, so dass ihr Nest, wenn es auch von jenem der letzteren umgeben war, doch von demselben getrennt blieb. Am 25. Juli dagegen traf ich mitten in dem Neste einer starken Kolonie von *Myrmica ruginodis* eine kleine Kolonie jenes *Leptothorax*, Arbeiterinnen, geflügelte Weibchen und Männchen. Das *ruginodis*-Nest war unter der Rinde eines morschen Strunkes, und die *Leptothorax* liefen unter den *Myrmica* umher, als ob es um eine gemischte Kolonie sich handle.

Auch *Leptothorax muscorum* fand ich dort mehrmals in Strünken, die von *F. truncicola* bewohnt waren, besonders in dem Neste der

25) Queens of Lasius umbratus Nyl., accepted by colonies of Las. niger L. (Entom. Monthl. Mag. April 1909, p. 94—99).

26) An interpretation of the slave-making instincts in ants, p. 10 u. 11 (Bull. Am. Mus. Nat. Hist. XXI, 1905).

truncicola-Kolonie Nr. I, welche zahlreiche Larven von *Atemeles pubicollis* beherbergte. In demselben Strunke wohnte auch eine Kolonie von *Leptoth. acervorum*. Die kleinen Ameisen beider Arten wurden, wenn sie im Nesthaufen, der den Strunk umgab, den *truncicola* begegneten, von diesen stets vollkommen ignoriert oder nur flüchtig mit den Fühlern berührt. Während ich dieses Nest am 8. August abends längere Zeit beobachtete, um die *Atemeles* abzufangen, welche einzeln hervorkamen, um zu *Myrmica* überzugehen, sah ich eine Kolonie von *Leptoth. muscorum* beim Nestwechsel. Sie kam von einem anderen Teile des Nestes her und wanderte in eine Spalte des Strunkes ein; die Ameisen trugen sich in der bei Myrmicinen gewöhnlichen Weise, indem die eine Ameise die andere an den Kiefern über ihrem Kopfe hielt, während die letztere in schwach gekrümmter Stellung mit angezogenen Fühlern und Beinen über den Vorderkörper der Trägerin nach rückwärts ragte.

Am 26. August traf ich bei Hoscheid in einem von *sanguinea* bewohnten Wurzelstrunk (siehe oben S. 480) auch eine Kolonie von *Leptoth. acervorum* mit mehreren Königinnen. Das Verhältnis zwischen den Nachbarn war hier ebenfalls ein völlig friedliches.

Diese Beobachtungen bestätigen, dass für *Leptothorax* die friedliche Nachbarschaft mit fremden Ameisenarten als der gewöhnliche und ursprüngliche Zustand anzusehen ist. Wie sich aus demselben ein räuberisches Verhältnis gleich jenem von *Harpagoxenus* (*Tomognathus*) entwickeln konnte, wurde 1909 (S. 632 ff.) erörtert.

12. Über parasitische Ameisen der Tropen.

(Zu 1909, Kap. 2, S. 632.)

Ich hatte es als ein Rätsel bezeichnet, „weshalb gerade in der arktischen Fauna die dulotischen und die parasitischen Ameisen zu Hause sind". Tatsächliche Beobachtungen über Parasitismus oder Sklaverei bei Ameisen liegen allerdings nur für paläarktische und nearktische Arten bisher vor. Myrmekophile Ameisen dagegen, die meist als „Diebsameisen" in fremden Ameisen- oder Termitennestern hausen, kennen wir aus den Tropen in beträchtlicher Zahl in den Gattungen *Solenopis*, *Carebara*, *Monomorium* u. s. w.[27]).

Wheeler macht nun in seiner Arbeit „The ants of Casco Bay etc." (Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. XXIV, 1908, S. 644) darauf aufmerksam, dass in der zu *Cremastogaster* gehörigen Untergattung *Oxygyne* For., welche in Madagaskar, Ostindien und der malaischen Region ein Dutzend Arten zählt, die Weibchen auffallend klein und glatt sind und sichelförmige, ungezähnte Mandibeln haben. Er knüpft hieran die Vermutung, dass die *Oxygyne*-Arten ihre Kolo-

27) Eine Übersicht über dieselben siehe in meiner Arbeit: „Neues über die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Ameisen" 1901–1902 (Allgem. Ztschr. f. Entomol. VI—VII), S. 44—57 Separat.

nien als soziale Parasiten mit Hilfe von anderen *Cremastogaster*-Arten gründen, und dass die sichelförmigen Kiefer ihrer Weibchen dazu dienen, die Königin der Wirtsart zu töten, wie es die Königinnen von *Polyergus rufescens* und *Formica rufa* bei uns tun. Hoffentlich werden direkte Beobachtungen bald darüber Aufschluss geben, inwieweit diese Hypothese für *Oxygyne* zutrifft.

[Von den südlichen und südöstlichen Grenzen des paläarktischen Gebietes sind parasitische Ameisen bereits bekannt durch Santschi's vortreffliche Beobachtungen über *Wheeleriella Santschii* und *Bothriomyrmex meridionalis* (1906 und 1907) in Tunesien. Neuerdings beschreibt Aug. Forel[28]) eine neue parasitische Ameisengattung, *Hagioxenus Schmitzi* aus Palästina, die bei *Tapinoma erraticum* lebt. Merkwürdig ist, dass *Hagioxenus* zu den Myrmicinen gehört, die Hilfsameise dagegen zu den Dolichoderinen, während sonst die parasitischen Ameisen stets zu derselben Unterfamilie zählen wie ihre Hilfsameisen (Emery). Ferner beschreibt Forel ebendort (S. 7) auch eine neue ostindische Art der Gattung *Wheeleriella*, *Wh. Wroughtoni* aus Poona, welche bei *Monomorium Salomonis indicum* lebt. Das Vorkommen parasitischer Ameisen in den Tropen ist hiermit erwiesen.] (Schluss folgt.)

28) Glanures myrmécologiques S. 8 (Ann. Soc. Ent. Belg. LIV, 1910, 1. Heft).

Preisausschreibung.

Die k. k. Gesellschaft der Ärzte in Wien schreibt neuerdings den von Dr. med. Moritz Goldberger gestifteten Preis im Betrage von 2000 K. für die beste Beantwortung des vom Präsidium gestellten Preisthemas: „Über die biologischen Grundlagen der sekundären Geschlechtscharaktere", aus. Um diesen Preis können Ärzte aus Österreich-Ungarn und ganz Deutschland konkurrieren. Berücksichtigung finden nur Arbeiten, welche in deutscher Sprache verfasst, bis längstens 15. Mai 1912, an das Präsidium der k. k. Gesellschaft der Ärzte in Wien, mit einem Motto versehen, eingesendet werden. Dazu ist ein mit demselben Motto versehenes verschlossenes Kuvert einzusenden, welches Name und Adresse des Autors enthält. Die Zuerkennung des Preises erfolgt in der ersten, im Monat Oktober 1912 stattfindenden Sitzung der k. k. Gesellschaft der Ärzte in Wien, die Ausfolgung desselben an den preisgekrönten Bewerber am 28. Oktober, als dem Sterbetage des Stifters. Hat die preisgekrönte Arbeit mehr als einen Verfasser, so kann der Preis unter den Verfassern zu gleichen Teilen geteilt werden. Die k. k. Gesellschaft der Ärzte in Wien behält sich das Recht vor, die preisgekrönte Arbeit zu publizieren. Im übrigen behält der Autor alle Rechte an seinem geistigen Eigentume[1]).

1) Nach § 1 b des Statuts kann der Preis, falls die ausgeschriebene Preisfrage überhaupt keine oder keine befriedigende Beantwortung erfahren hat, dem Verfasser der besten im Laufe der letzten drei Jahre vor Schluss des Einreichungstermines erschienenen oder ad hoc im Manuskripte dem Präsidium der k. k. Gesellschaft der Ärzte vorgelegten Untersuchungen aus dem Gebiete der medizinischen Wissenschaften, mit Einschluss der theoretischen Fächer, verliehen werden.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Der Abonnementspreis für 24 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einsenden zu wollen.

Bd. XXX. 1. August 1910. № 15.

Inhalt: **Baur**, Pfropfbastarde. — **Wasmann**, Nachträge zum sozialen Parasitismus und der Sklaverei bei den Ameisen (Schluss). — **Brun**, Zur Biologie und Psychobiologie von *Formica rufa* und anderen Ameisen.

Pfropfbastarde.

Von Erwin Baur (Berlin).

In der alten Streitfrage nach der Natur der Pfropfbastarde dürfte wohl jetzt die endgültige Entscheidung gefallen sein. Freilich ist des Rätsels Lösung eine andere, als die große Mehrzahl der Biologen wohl noch vor kurzem gedacht hat. Ich benütze gern die mir dargebotene Gelegenheit, an dieser Stelle eine kurze zusammenfassende Darstellung dessen zu geben, was man heute über diese Fragen weiß.

Man hat unter der Bezeichnung Pfropfbastardierung vielfach ganz verschiedene Dinge zusammengeworfen, zunächst die Erscheinung, dass aus der Verwachsungszone von zwei Pfropflingen Adventivsprosse hervorgingen, die sich in mancher Hinsicht wie Bastarde zwischen den beiden zusammengepfropften Arten verhielten. Das bekannteste Beispiel dieser Art ist der *Cytisus Adami*, hierher gehören die *Crataegomespili* von Bronvaux, ferner das Winkler'sche *Solanum tubingense* und wahrscheinlich auch die *Bizzaria*.

Eine zweite Gruppe von Erscheinungen, die man hierhergezogen hat, ist die Übertragung von einer bestimmten Kategorie von Buntblätterigkeit, die man heute ja wohl meist als infektiöse Chlorose bezeichnet.

Drittens endlich gebrauchte man den unklaren Terminus vegetative Bastardierung auch für die oft sehr ausgesprochene formative

Beeinflussung, die vielfach zwei zusammengepfropfte Pflanzen aufeinander ausüben. Heute ist man sich aber wohl ganz allgemein klar darüber, dass diese formative Beeinflussung im Grunde genommen nur eine bestimmte Art von Ernährungsmodifikation ist, die mit Bastardierung nichts zu tun hat und die in keiner Weise etwa den modifizierten Pfropfling in seinen erblichen Eigenschaften ändert.

Hier sollen uns nur die beiden erstgenannten Gruppen von Erscheinungen, also die „Pfropfbastarde" im engeren Sinne und die Übertragung der Buntblätterigkeit näher beschäftigen.

1. Die Pfropfbastarde im engeren Sinne.

Das meiste Interesse hat stets die erste dieser drei so skizzierten Gruppen erweckt. Man hat vielfach freilich überhaupt daran gezweifelt, dass die sogenannte Pfropfbastarde, der *Cytisus Adami* und die *Crataegomespili* wirklich auf vegetativen Wege erzeugt worden seien. Man dachte, dass sexuell entstandene gewöhnliche Bastarde vorlägen. Mit allen unseren Vorstellungen vom Wesen der Vererbung wäre eben eine solche Entstehung von Bastarden auf einem anderen Wege als auf dem der Vereinigung von zwei verschiedenartigen Sexualzellen nicht recht in Einklang zu bringen. Es ist das Verdienst von Hans Winkler[1]), durch seine mit großer Sorgfalt und Geduld durchgeführten Pfropfversuche mit Tomate *Solanum lycopersicum* und Nachtschatten *S. nigrum* den Nachweis erbracht zu haben, dass tatsächlich als Adventivsprosse aus der Verwachsungszone zweier Pfropflinge bastardähnliche Mittelbildungen entstehen können, Winkler hat in seinen Versuchen ja eine ganze Anzahl derartiger „Pfropfbastarde" zwischen Tomate und Nachtschatten erzeugen können. Alle entstanden aus dem Wundcallus der Verwachsungszone.

Ich darf aber wohl die Kenntnis der wichtigsten Versuchsresultate Winkler's als allgemein bekannt voraussetzen.

Vom größten Interesse ist es, dass diese neuen Winkler'schen Pfropfbastarde, soweit sie genau untersucht sind, sich als völlig analog dem *Cytisus Adami* und den *Crataegomespili* erweisen. Vor allem spalten sie, wie diese es tun, häufig vegetativ in ihre Komponenten oder doch den einen davon auf, und ihre sexuelle Deszendenz (aus Selbstbefruchtung gewonnen) erweist sich als rein einelterlich. *Solanum tubingense* z. B. gibt nur reine *S. nigrum*-Keimlinge und

1) Winkler, H., *Solanum tubingense*, ein echter Pfropfbastard zwischen Tomate und Nachtschatten. Ber. Deutsch. Botan. Ges. 26a. 1908. S. 595—608. — Derselbe. Weitere Mitteilungen über Pfropfbastarde. Ztschr. f. Botanik. 1. 1909. S. 315—344. — Derselbe. Über die Nachkommenschaft der *Solanum*-Pfropfbastarde und die Chromosomenzahlen ihrer Keimzellen. Ztschr. f. Botanik. 2. 1910. S. 1—38

S. proteus gibt nur reine Tomatenkeimlinge. Ebenso sind ja die Sämlinge von *Cytisus Adami*, soweit man weiß, rein *Laburnum vulgare*[2]) und die Sämlinge von *Crataegomespilus Asnieresii* rein *Crataegus monogyna*[3]).

Eine Erklärung für das Zustandekommen und für das ganze eigentümliche Verhalten der Pfropfbastarde haben die Versuche Winkler's zunächst nicht gegeben.

Schon vor Winkler's erster Publikation über die experimentelle Erzeugung eines Pfrofbastardes habe ich nun an *Pelargonium* eine Reihe von Beobachtungen machen können, die den Schlüssel zum Verständnis der „Pfropfbastarde" liefern[4]).

Ich habe die entsprechenden Schlüsse gezogen und sie auch, allerdings nur in ganz kurzer Form veröffentlicht[5]). Viel Zustimmung habe ich nicht gefunden, am wenigsten bei Winkler[6]). Weiterhin haben mir freilich die Ereignisse recht gegeben.

Es gibt von *Pelargonium* rein weißblätterige Rassen, die bei vegetativer sowohl wie bei sexueller Fortpflanzung konstant sind (Fig. 1b). Da jegliche Assimilationstätigkeit für sie unmöglich ist, können diese Rassen nur gewissermaßen als Parasiten auf grünen Pelargonien leben. Man kann sie aber vermehren und erhalten dadurch, dass man z. B. einen weißen Zweig auf eine kräftige grüne Pflanze pfropft. Der rein weiße Zweig wächst dann auf Kosten der grünen Unterlage üppig weiter, blüht und trägt Früchte.

Auf einem zwar ziemlich komplizierten, aber doch experimentell leicht gangbaren Wege, den ich in der zitierten Abhandlung beschrieben habe, kann man auch Pflanzen bekommen, die halb grün, halb weiße Vegetationskegel besitzen, also „Chimären" ganz analog den von Winkler erzeugten Chimären zwischen Tomate und Nachtschatten[7]). Blätter, die in einem weißen Sektor des Vegetationskegels einer solchen Sektorialchimäre zwischen grün und weiß gebildet werden, sind rein weiß. Blätter in einem grünen Sektor sind

---

2) Hildebrand, F., Über Sämlinge von *Cytisus Adamii*. Ber. Deutsch. Botan. Ges. 26a. 1908. S. 590—595.

3) Noll, F., Die Pfropfbastarde von Bronvaux. Sitzungsber. niederrhein. Gesellschaft für Natur- und Heilkunde. 1905. S. A20—A53.

4) Baur, E., Das Wesen und die Erblichkeitsverhältnisse der „*Varietates albomarginatae hort*" von *Pelargonium zonale*. Ztschr. f. ind. Abstamm. u. Vererbungslehre. **1**. 1909. S. 330—351.

5) Baur, E., Referate über Winkler's Arbeiten in Ztschr. f. ind. Abstamm. und Vererbungslehre. **1**. 1909. S. 400. **2**. 1910. S. 111 und **2**. 1910. S. 223; ferner: Pfropfbastarde Periklinalchimären und Hyperchimären Ber. Deutsch. Botan. Ges. **27**. 1910. S. 603.

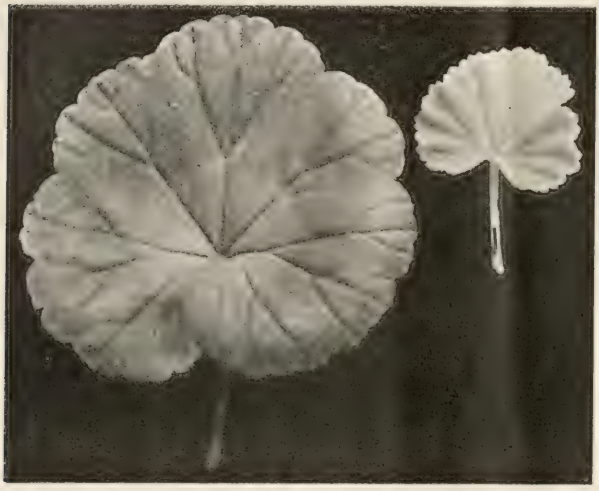
6) Winkler, H., Weitere Mitteilungen über Pfropfbastarde. Ztschr. für Botanik. **1**. 1909. S. 343 unten.

7) Winkler, H., Über Pfropfbastarde und pflanzliche Chimären. Ber. Deutsch. Botan. Ges. **25**. 1907. S. 568.

rein grün und Blätter, die zufällig gerade auf der Grenze aufsitzen, sind entsprechend geteilt (Fig. 2).

Diese grün-weißen Sektorialchimären von *Pelargonium* sind Pflanzen von höchst sonderbarem Habitus.

Außer diesen Sektorialchimären zwischen der weißen und der grünen Rasse gibt es nun auch noch eine zweite Art von Chimären, nämlich Chimären, bei denen der Vegetationskegel periklinal geteilt ist, wo z. B., wie in Fig. 3 abgebildet, die zwei peripherstenZellagen weiß, alle übrigen aber grün sind. Pflanzen, die einen derartigen Vegetationskegel haben, sind gebaut wie Fig. 4 schematisch darstellt und in natura sieht ein Blatt einer solchen außen



a b

Fig. 1. Blätter einer grünen (a) und einer weißblätterigen Sippe (b) von *Pelargonium zonale*.

Fig. 2.

Blatt einer grünweißen Sectorialchimäre von *Pelargonium zonale*, das genau auf der Grenze der beiden Gewebsteile inseriert war.

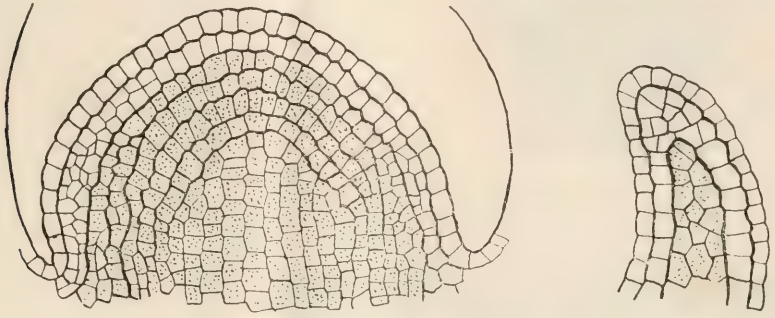
weißen, innen grünen Periklinalchimäre aus wie Fig. 5b. Im Schnitt ist ein solches Blatt in Fig. 6a und 7a abgebildet. Über die Entstehungsweise dieser Periklinalchimären habe ich an anderen Orten berichtet[8]) und darf hier wohl auf das dort Gesagte verweisen.

Ich besitze verschiedene derartige Periklinalchimären, u. a. eine, bei der nur die alleräußerste Zellage der weißen, alles andere aber der grünen Sippe angehört. Ein Blatt einer solchen Pflanze ist in Fig. 5a abgebildet. Wir haben hier also verbo tenus eine grüne *Pelargonium*-Pflanze, welche in der — ihr hier deutlich zu engen — Haut einer weißen steckt. Ich besitze ferner eine Periklinalchimäre, welche außen zwei Zellschichten grün, dann alles übrige weiß und

8) In der oben S. 499 zitierten Abhandlung.

ferner eine dritte, welche außen zwei Zellschichten grün, dann alles übrige bis auf einen grünen Strang im Plerom weiß hat.

Vegetativ, durch Stecklinge, sind diese Periklinalchimären zwischen der weißen und der grünen *Pelargonium*-Sippe leicht zu vermehren. Es kommen aber doch gelegentlich Störungen in der Verteilung der Komponenten am Vegetationskegel vor, meist wohl infolge von kleinen Verletzungen. Das hat dann je nach der Art der Störung verschiedene Folgen. Es können z. B. bei einer außen weißen, innen grünen Periklinalchimäre vom Typus der Fig. 5 b die äußeren weißen Zellschichten verletzt sein und von der grünen dritten Schicht her regeneriert werden, es schaut dann quasi die grüne Pflanze durch ein Loch in der weißen Haut heraus und wenn ein solches Loch z. B. gerade über einen Seitenvegetationspunkt



a b

Fig. 3. Schnitt durch den Vegetationskegel a und durch den Rand eines jungen Blattes b einer Periclinalchimäre von *Pelargonium* mit zwei peripheren Zellschichten der weißen Sippe. Fig. 3 b soll veranschaulichen, wie dadurch, dass die dritte — grüne — Zellschicht im Blatt schon ein Stück vom Rande entfernt auskeilt, der breite weiße Saum der Blätter zustande kommt. (Vgl. Fig. 5 b und 6 a).

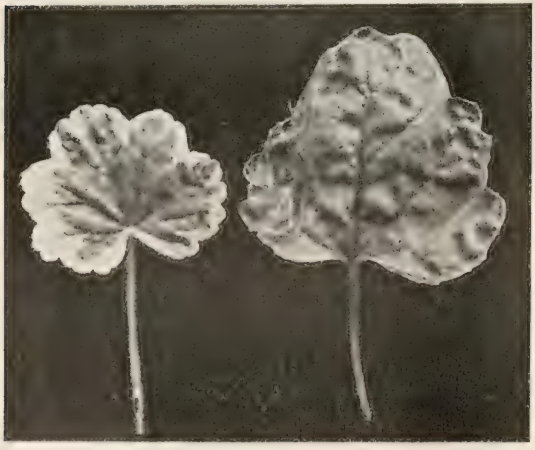
liegt, dann entsteht ein rein grüner Spross. Es erfolgt eine „vegetative Aufspaltung" der Chimäre. Öfters kommt es auch vor, dass ein Vegetationskegel in einer Blattachsel nur aus den äußersten zwei Schichten entsteht, das hat dann natürlich die Entstehung eines rein weißen Astes zur Folge.

Die sexuelle Deszendenz der Periklinalchimären zeigt ein aufs erste merkwürdiges Verhalten, das aber aus ihrer Anatomie völlig verständlich wird. Wir wissen, dass die Sexualzellen der Angiospermen wohl immer entwickelungsgeschichtlich von Zellen der zweitäußersten Zellschicht des Vegetationskegels abstammen. Danach ist zu erwarten, dass bei den Periklinalchimären die sexuelle Deszendenz immer völlig rein derjenigen Sippe angehören muss, von welcher in der betreffenden Chimäre die zweitäußerste Zellschicht gebildet wird. Damit steht das Verhalten der Sämlinge meiner Periklinalchimären von *Pelargonium* vollkommen im Einklang. Alle Chimären,

bei denen die erste subepidermale Zellage der grünen Sippe angehört, haben nur rein und konstant grüne Sämlinge. All diejenigen Chimären dagegen, bei welchen die zweitäußerste Zellage der weißen Sippe angehört, haben rein weiße Sämlinge.

Fig. 4. Schematischer Längsschnitt durch eine außen weiße, innen grüne Periklinalchimäre von *Pelargonium*.

Bei der Untersuchung dieser Periklinalchimären von *Pelargonium* drängte sich mir nun schon vor zwei Jahren immer mehr der Gedanke auf, dass am Ende die bisher so rätselhaften alten Pfropfbastarde *Cytisus Adami* und die *Crataegomespili* nichts weiter seien als Periklinalchimäre zwischen ihren beiden vermutlichen Stammarten. Und auch das *Solanum tubingense* sah ja nach Winkler's Beschreibung genau so aus und verhält sich so wie eine Periklinalchimäre mit *Solanum lycopersicum* außen und *Solanum nigrum* innen. Dieser Gedanke, den ich ganz kurz auch schon vor einem Jahr veröffentlicht habe, ist bei mir längst zur Gewissheit geworden. Das ganze Verhalten der alten sowohl wie der neuen Winkler'schen Pfropfbastarde und vor allem aber die Anatomie des *Cytisus Adami* und der *Crataegomespili* steht im Einklang damit.



b a

Fig. 5. Blätter von zwei Periklinalchimären von *Pelargonium zonale*. Fig. a von einer Pflanze mit einer einzigen Zellschicht der weißen Sippe außen, Fig. b von einer Pflanze mit zwei Zellschichten der weißen Sippe außen.

Zunächst finden die ziemlich häufig bei den Pfropfbastarden auftretenden vegetativen „Rückschläge" in die Stammformen nach dem Obengesagten ja ihr vollständiges Analogon bei den Periklinalchimären von *Pelargonium*. Störungen in der Verteilung der Komponenten, d. h. also Produktion von rein

weißen oder von rein grünen Zweigen, Blättern oder Blatteilen kommen z. B. bei den Weißrandpelargonien (Fig. 5) ungefähr ebenso häufig vor wie die analogen Erscheinungen bei den Pfropfbastarden.

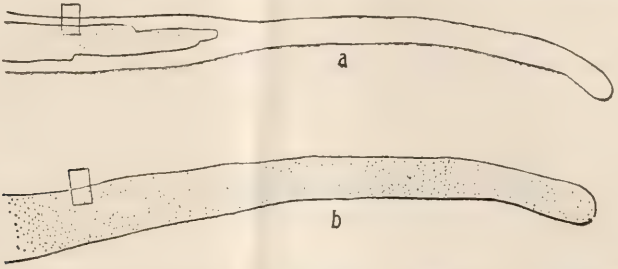


Fig. 6. Schnitt durch ein Blatt einer rein grünen Pflanze (b) und einer Periclinalchimäre mit zwei Zellschichten der weißen Sippe außen (a). Die beiden Rechtecke sind in Fig. 7 stärker vergrößert wiedergegeben.

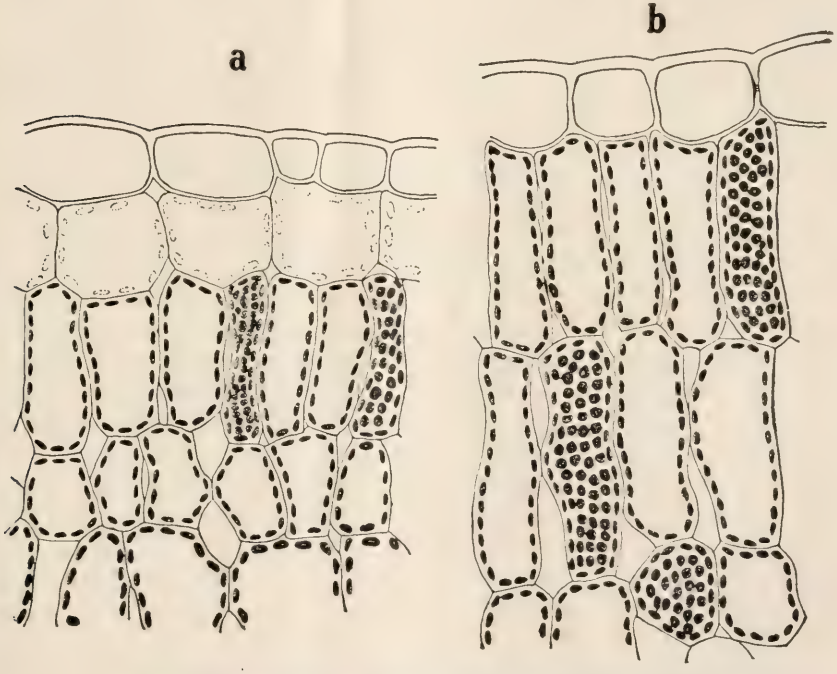


Fig. 7. Vergrößerte Wiedergabe der beiden Rechtecke in Fig. 6. Chromatophoren in den Zellen, welche der grünen Sippe angehören, mit Schwarz dargestellt. Chromatophoren der Zellen der weißen Sippe farblos, mit punktierter Kontur gezeichnet.

Die Sexualzellen stammen, wie oben gesagt, entwickelungsgeschichtlich immer von Zellen der zweitäußersten Zellenlage des Vegetationspunktes ab. Daraus folgt, dass alle Pfropfbastarde eine sexuelle Deszendenz ergeben müssen, die derjenigen Art angehört, welche in

ihnen die zweitäußerste Zellenlage bildet. Ganz genau so verhalten sich tatsächlich die „Pfropfbastarde".

Crataegomespilus Asnieresii ist nach seiner Blattanatomie zu schließen eine Periklinalchimäre, die eine einzige periphere Lage *Mespilus*-Zellen, im übrigen aber nur *Crataegus*-Zellen im Vegetationspunkt hat. Mit anderen Worten dieser *Crataegomespilus* ist ein *Crataegus* in einer *Mespilus*-Epidermis. Die zweite Zellage gehört also danach *Crataegus* an, und damit stimmt zusammen, dass die Sämlinge dieses Pfropfbastardes rein *Crataegus* sind.

Cytisus Adami ist nach der Blattanatomie zu schließen ein *Laburnum vulgare* mit einer Epidermis von *Cytisus purpureus*, und damit steht in Einklang, dass seine Sämlinge rein *Laburnum vulgare* sind.

Bei den Pelargonien ist es leicht, des auffallenden Farbenunterschiedes wegen, an einem Blatt z. B., zu sehen, welche Zellen dem einen, welche dem anderen Komponenten angehören. Bei den „Pfropfbastarden" ist das nicht so leicht und vor allem ist es schwer, die Unterschiede im Bild zu demonstrieren, aber immerhin sind die Befunde doch deutlich genug. Zunächst bei *Crataegomespilus Asnieresii*, dessen Blätter ich oft geschnitten und mit denjenigen der Eltern verglichen habe, ist mit aller Sicherheit zu sagen, dass die Blattepidermis vollkommen derjenigen von *Mespilus* gleicht. Glücklicherweise ist die Blattepidermis von *Crataegus* sehr von der von *Mespilus* verschieden, vor allem sehr verschieden behaart. Das ganze Blattinnere des *Crataegomespilus Asnieresii* ist nicht von dem von *Crataegus* zu unterscheiden und deutlich von denjenigen von *Mespilus* verschieden. Ein sicheres Urteil bekommt man natürlich nur, wenn man eine große Zahl von Schnitten vergleicht. Die *Crataegomespili* sind ja in allen botanischen Gärten zu finden und es kann jedermann leicht versuchen, sich selber ein Urteil zu bilden. Was für die Anatomie der Blätter gilt, das gilt auch mutatis mutantis für die Frucht, die eine typische *Crataegus*-Frucht mit *Mespilus*-Epidermis ist.

Die Anatomie der übrigen Teile gibt wenig Anhaltspunkte, weil *Crataegus* und *Mespilus* in dem mikroskopischen Bau des Holzes, der Rinde u. s. w. sich ungemein ähnlich sehen. Eine genaue entwickelungsgeschichtliche Untersuchung des Pfropfbastardes und damit verglichen seiner Eltern dürfte aber wohl noch mancherlei Anhaltspunkte liefern.

Crataegomespilus Dardari ist nach der Blattanatomie zu schließen ein *Crataegus* mit zwei Zellschichten *Mespilus* außen, das ist für mich das Resultat der Vergleichung einer großen Anzahl von Blättern. Damit stimmt auch der Bau der Früchte, deren genauere entwickelungsgeschichtliche Untersuchung gerade hier wohl ganz klare Resultate geben wird[9]).

9) Da ich selber auf lange Zeit hinaus mit anderen Arbeiten vollauf beschäftigt

Laburnum Adami ist nach der Blattanatomie zu schließen *Laburnum vulgare* mit einer Epidermis von *Cytisus purpureus*. Blüten und Früchte habe ich nicht untersucht, aber nach einer brieflichen Mitteilung von Dr. J. Buder, Leipzig hat er auf Grund der Untersuchung der Farbenverteilung in den Blüten ebenfalls den sichern Schluss ziehen können, dass nur die Epidermis dem *Cytisus purpureus* alles andere aber dem *Laburnum vulgare* angehört.

Dass bei *Cytisus Adami* gerade die Epidermis ausgesprochen den Charakter von *Cytisus purpureus*, alles andere den Charakter von *Laburnum vulgare* hat, das ist schon 1891 Macfarlane[10]) aufgefallen. Macfarlane gibt eine detaillierte Beschreibung der Anatomie des *Cytisus Adami* und seiner Eltern und sagt u. a. (p. 268): But the very striking resemblance which the epidermis of the hybrid portion has to that of *C. purpureus*, not only in the general structure of the cells, but in the size and structure of the cell nucleus, the distribution of the stomata, and specially of hairs, would seem at first sight to prove that the hybrid portion was wrapped round, so to speak, by an epidermis of *C. purpureus*." Offenbar war demnach Macfarlane sehr nahe daran, die Sachlage richtig zu erkennen.

Summa summarum steht also mit meiner Deutung, dass die „Pfropfbastarde" *Laburnum Adami* und die *Crataegomespili* Periklinalchimären sind, alles in Einklang, was man an ihnen hat beobachten können. Alles, was sonst unverständlich und rätselhaft an ihrem Verhalten ist, erklärt sich in der einfachsten Weise ohne jede komplizierte Hypothese.

Die einzige Schwierigkeit, die noch zu überwinden ist, besteht darin, dass es bisher nicht möglich war, schon an den Vegetationskegeln den Aufbau als Periklinalchimäre zu demonstrieren. Das ist deshalb nicht ausführbar, weil die embryonalen Zellen derjenigen Spezies, welche die bisher bekannten alten Pfropfbastarde zusammensetzen, nicht zu unterscheiden sind, auch nicht mit den feineren cytologischen Untersuchungsmethoden wie Chromosomenzählung u. s. w. In dieser Hinsicht boten nun die Winkler'schen Pfropfbastarde begründete Aussicht, dass auch diese letzte Schwierigkeit behoben werden könne. *Solanum nigrum* und *S. lycopersicum*, die Komponenten der Winkler'schen Pfropfbastarde haben nämlich, wie Winkler gefunden hat, so verschiedene Chromosomenzahlen, dass eine cytologische Untersuchung der Vegetationskegel von *S. tubingense* u. s. w. mit absoluter Sicherheit entscheiden musste, ob ich

bin, werde ich nicht dazu kommen, derartige Untersuchungen auszuführen. Ich bin auch gern bereit, aus meinem Garten Material abzugeben.

10) Macfarlane, J. M., A Comparison of the Minute Structure of Plant Hybrids with that of their Parents, and its Bearing on Biological Problems. Transact. Roy. Soc. of Edinburgh. 37. 1895. S. 203—286.

mit meiner Deutung der Pfropfbastarde als Periklinalchimären recht habe oder nicht. Das habe ich schon vor einigen Monaten Winkler gegenüber, der sich gegen meine Deutung damals völlig ablehnend verhalten hatte, betont[11]).

Winkler hat derartige Untersuchungen des Vegetationskegels seiner Pfropfbastarde inzwischen ausgeführt[12]) und danach ist *S. tubingense* wirklich eine Periklinalchimäre mit einer Zellage *S. lycopersicum* außen, und im übrigen *S. nigrum* innen, entspricht also seinem Aufbaue nach in gewisser Hinsicht dem *Crataegomespilus Asnieresii* und ebenso sind drei andere von den Winkler'schen Pfropfbastarden *(S. proteus, S. Gaertnerianum, S. Koelreuterianum)* zweifellos Periklinalchimären.

Als was der fünfte von den Winkler'schen Propfbastarden, das *S. Darwinianum* zu deuten ist, müssen erst weitere Untersuchungen lehren.

Die ganze Frage steht also heute so, dass *Cytisus Adami*, die *Crataegomespili* und vier von den Winkler'schen Pfropfbastarden Periklinalchimären sind, wie ich es auf Grund meiner Untersuchungen über die *Pelargonium*-Chimären schon vor einem Jahre mit aller Bestimmtheit ausgesprochen habe. Dagegen liegt in dem von Winkler erzeugten *S. Darwinianum*, nach den bisher darüber veröffentlichten Angaben zu schließen, vielleicht etwas anders vor.

Die Periklinalchimären bringen jetzt eine Fülle von neuen Fragestellungen mit sich. Vor allem für Fragen der experimentellen Morphologie bieten die aus zwei ineinander geschachtelten Arten bestehenden Periklinalchimären ein prachtvolles Material.

Wünschenswert ist es nun freilich immer noch, dass es gelänge, die alten Pfropfbastarde *Cytisus Adami* und die *Crataegomespili* aufs neue zu erzeugen. Wie diese seinerzeit entstanden sind, ist ungewiss. Man hat vermutet, dass sie als Adventivsprosse aus dem Callus der Verwachsungszone entstanden seien, so, wie die Winkler'schen *S. tubingense*, *S. proteus* u. s. w. Mir ist es auf Grund von rund 1000 Versuchen mit Pfropfungen von *Crataegus* und *Mespilus*, von *Laburnum vulgare*, *Cytisus purpureus* und einigen anderen Sträuchern sehr unwahrscheinlich, dass die *Crataegomespili* und der *Cytisus Adami* als Adventivsprosse aus dem Callus entstanden sind. Diese Stammpflanzen zeigen nämlich ein ganz minimales Regenerationsvermögen aus dem Wundcallus, man bekommt nur äußerst selten überhaupt einmal einen wirklichen Callusspross zu sehen und Adventivsprosse aus dem Callus von Okulationen[13]) von *Cytisus*

11) Baur, E., Referate über Winkler in Ztschr. f. ind. Abstamm. und Vererbungslehre. 3. 1910. S. 223.

12) Winkler, H., Vortrag auf der Generalversammlung der Deutsch. Botan. Gesellschaft zu Münster am 15. Mai 1910 (noch nicht gedruckt).

13) *Lab. Adami* soll aus einer Okulation von *Cytisus purpureus* auf *Lab. vulgare* entstanden sein.

purpureus auf *Laburnum vulgare* habe ich überhaupt nie beobachtet, auch nicht unter Anwendung von fördernden Eingriffen, wie zweckentsprechende Ringelung, Sorge für feuchte Luft u. s. w. Freilich ist damit doch nicht bewiesen, dass nicht doch einmal eine derartige Regeneration erfolgen könnte. Am plausibelsten scheint mir aber nach meiner Erfahrung jetzt die Annahme, dass der *Cytisus Adami* entstanden ist dadurch, dass, wie es oft vorkommt, beim Ablösen des zur Transplantation bestimmten Rindenschildchens von *Cytisus purpureus* das Auge, wie die Gärtner sagen, ausgehöhlt, dass „der Knospenkern herausgerissen" wurde, und dass Callusgewebe der Unterlage in dieses ein Stück weit hohle Purpureausauge hineinwuchs. Systematische Versuche, auf diesem „direkten" Wege den *Cytisus Adami* und andere Pfropfbastarde neu zu erzeugen werde ich diesen Sommer ausführen lassen.

2. Die Übertragung der Panaschierung und andere als vegetative Bastarderzeugung gedeutete Erscheinungen.

Darüber, dass ein Pfropfreis, das kürzere oder längere Zeit mit einer anderen Spezies in Verbindung ist, von diesem anderen Pfropfsymbionten gewisse Merkmale annähme, gibt es eine unendliche Fülle von Gärtnermärchen. Ich habe im Lauf der letzten sieben Jahre mit einer großen Anzahl von Sträuchern und von krautigen Pflanzen zahlreiche Pfropfversuche durchgeführt. Die Versuche haben gezeigt, dass an der Übertragung der Panaschierung von einem Pfropfling auf den andern etwas Wahres ist, von allen den vielen anderen Angaben darüber, dass einzelne Merkmale, wie rote Blattfarbe, bestimmte Blütenfärbung, Art der Behaarung u. s. w. auch in ähnlicher Weise von dem einen auf den andern Pfropfsymbionten übertragen werden können, hat sich aber keine einzige bei der Nachuntersuchung als stichhaltig erwiesen. Auf Einzelheiten will ich hier nicht eingehen, ich will nur einige wenige Beispiele herausgreifen und zeigen, in welcher Weise die Fehlschlüsse zustande kommen können. Z. B. gibt es zahlreiche Angaben, dass beim Pfropfen eines Zweiges einer rein grünblätterigen Rasse auf eine andere mit rot gefärbten Blättern (etwa grüne Hasel auf Bluthasel) die Rotfärbung auch den grünen Pfropfling infiziere. Fälle, die ein kritikloser Beobachter so deuten könnte, sind nicht selten. Die Sache hat aber andere Ursachen. Die Fähigkeit zur Bildung von mehr oder weniger Anthocyan in den Zellen der Blätter u. s. w. besitzen auch sehr vielfach die grünen Rassen, aber die Menge des gebildeten Anthocyans wird sehr stark modifiziert von Außenfaktoren, speziell Ernährungsbedingungen. Im allgemeinen gilt die Regel, dass Wassermangel verbunden mit intensiver Belichtung den Anthocyangehalt vermehrt. Pfropfreiser haben nun vielfach besonders in der ersten Zeit nach der Verwachsung eine relativ schlechte

Wasserversorgung und werden dunkler gefärbt als sonst für gewöhnlich. Diese dunklere Färbung tritt aber, ihrer oben genannten Ursache entsprechend, auf, einerlei ob man die helle Rasse auf eine dunkle gepfropft hat, oder auf eine helle. Also wenn beim Pfropfen einer hellen Rasse auf eine dunklere eine derartige Änderung der Färbung des Pfropfreises zu beobachten ist, so handelt es sich nur um eine Ernährungsmodifikation des Pfropfreises, aber nicht etwa um eine Übertragung eines Merkmales auf vegetativem Wege von einer auf die andere Pflanze.

In dieser oder jener, meist sehr einfachen Weise sind alle ähnlichen Fälle von scheinbarer Merkmalsüberwanderung zu verstehen gewesen, die ich habe beobachten können. Diese Ernährungsmodifikationen, welche Pfropfreiser aufweisen, sind dabei allerdings oft ziemlich weitgehend. Z. B. ist es häufig der Fall, dass Pfropfreiser auf ganz artfremder Unterlage z. B. *Cytisus hirsutus* auf *Laburnum vulgare* ein ganz auffällig üppiges Wachstum zeigen, viel üppiger als auf eigenen Wurzeln. Okuliert man von zwei gleichwertigen Augen von *Cytisus hirsutus* das eine wiederum auf einen *Cytisus hirsutus*, das andere auf *Laburnum vulgare*, dann wird das Auge auf *Cytisus hirsutus* in zwei Jahren höchstens zu einem $^1/_4$ cm dicken, etwa $^1/_4$ m lange Zweige auswachsen, das auf *Laburnum* okulierte Auge dagegen entwickelt sich in der gleichen Zeit zu einem 1 bis $1^1/_2$ cm dicken, ungefähr meterlangen reich verzweigten Aste.

Ernährungsmodifikationen haben wohl auch vorgelegen bei den Versuchen von Daniel[14]), der z. B. bei Zusammenpfropfen von Tomate mit Eierfrucht sehr eigentümliche Erscheinungen beobachtete. So soll nach Daniel eine Rasse von Eierfrucht, die sonst ungefähr birnenförmige ungelappte Früchte hat, ganz ausgesprochen tomatenartig gelappte Früchte bekommen, wenn sie als Pfropfreis auf einer Tomatenunterlage wächst. Ich habe im Jahre 1904 eine große Zahl von entsprechenden Pfropfungen ausgeführt, aber nie eine derartige weitgehende Beeinflussung beobachtet. Ich kann mich des Verdachtes nicht erwehren, dass Daniel mit einer Eierfruchtsorte experimentiert hat -- es gibt solche —, welche gelegentlich mehr oder weniger tomatenähnliche Früchte bildet, auch wenn sie nicht auf Tomate gepfropft wird.

Daniel hat dann ferner auch über Versuche berichtet, wo zwar nicht das Pfropfreis selbst gewisse Merkmale von der Unterlage angenommen haben soll, wo aber die Sämlinge des Pfropfreises eine derartige Beeinflussung erkennen lassen sollen. Über ähnliche Beobachtungen hat kürzlich auch Edler[15]) berichtet. Edler hat be-

14) Daniel, L., La variation dans la greffe et l'hérédité des charactères acquis. Ann. des Sciences. Nat., Botan. S. VIII. T. S. 1899.

15) Edler, W., Ein Beitrag zur Frage des Vorkommens von Pfropfmischlingen. Fühling's Landw. Zeitung. 57. 1908. S. 170.

obachtet, dass, wenn man helle Rübensorten (Zuckerrüben) *Beta vulgaris* auf rote Salatrüben pfropft und von diesen Zuckerrübenreisern Samen erntet, ein Teil der Sämlinge deutlich rote Färbung zeigt. Diese Versuche sind aber, ebenso wie die entsprechenden von Daniel nicht einwandfrei Es ist nicht festgestellt worden, ob z. B. in dem Falle von Edler die betreffende helle Rübenpflanze nicht auch ohne, dass man sie auf eine rote Rübe pfropft, einzelne rote Sämlinge produziert. Dass eine helle Rübe auch bei gesicherter Bestäubung durch eine zweite helle einen größeren oder kleineren Teil roter Sämlinge ergibt, kommt häufig vor und kann sehr verschiedene Ursachen haben.

Die einzigen Angaben über „Merkmalsübertragungen", welchen etwas anderes zugrunde liegt, als bloße Ernährungsmodifikationen, betreffen die Übertragung der Buntblätterigkeit von einem Pfropfsymbionten auf den anderen.

Hierüber existiert heute schon eine sehr große eigene Literatur, weitaus am besten untersucht ist eine in der Malvaceengattung *Abutilon* zuerst auftretende derartige Buntblätterigkeit.

Diese „infektiöse Chlorose der Malvaceen" hat eine eigentümliche Geschichte. Im Jahre 1868 trat in der Gärtnerei von Veitch and Sons in England unter einer Kollektion von *Abutilon*-Pflanzen aus Westindien ein Exemplar von *Abutilon striatum* Dicks. auf, das statt der grünen sehr schön grün und gelb marmorierte Blätter aufwies. Die Pflanze wurde eifrig vermehrt — durch Stecklinge —, und als Neuheit mit dem Namen *A. Thompsoni* in den Handel gebracht. Mit Stecklingspflanzen davon machte im Jahre 1869 Lemoine[16]) in Nancy die erste Beobachtung über die Übertragbarkeit dieser Buntblätterigkeit auf andere vorher grüne *Abutilon*-Pflanzen der gleichen oder einer anderen Art. Weiterhin haben dann besonders Morren[17]) und Lindemuth[18]) viel mit dieser Buntblätterigkeit gearbeitet. Tatsache ist danach, dass eine grüne *Abutilon*-Pflanze, mit welcher eine bunte zusammengepfropft ist, kürzere oder längere Zeit nach dem Pfropfen ebenfalls nur noch bunte Blätter hervorbringt. Die vor der Pfropfung schon fertig entwickelten Blätter bleiben dagegen dauernd grün. Im blattlosen Zustande transplan-

16) Lemoine, Journal de la société imp. et centrale d'horticulture de France. 1869. 2 sér. t. 3. S. 47.

17) Morren, Contagion de la panachure. Bull. de l'Acad. royale de Belgique. 1869. 2. sér. t. 28. S. 434

18) Lindemuth, H., Zahlreiche kleine Notizen in den Sitzungsberichten der Ges. naturf. Freunde zu Berlin. Juli 1870, Februar und Oktober 1871, ferner in Gartenflora Bd. 46. 1897. S. 1. Bd 48. 1899. S. 431 Bd. 49. 1900. Bd 50. 1901. Bd. 51. 1902. Bd. 53. 1904. Außerdem: „Vegetative Bastarderzeugung durch Impfung" landwirtsch. Jahrbücher 1878 und: „Studien über die sogenannte Panaschüre und über einige begleitende Erscheinungen." Landwirtschaftliche Jahrbücher 1907.

tierte Reiser infizieren erst, nachdem sie selbst Blätter gebildet haben. Ebenso wie ganze Zweige genügen auch schon einzelne transplantierte bunte Blätter, um eine Unterlage zu infizieren. Ob man einen bunten Zweig auf eine grüne Pflanze oder einen grünen Zweig auf eine bunte Pflanze pfropft, ist für die Infektion einerlei, immer werden die neu entstehenden Blätter des grünen Komponenten bunt.

Wenn eine früher grüne Pflanze durch Pfropfinfektion von einer bunten Pflanze her erst einmal bunt geworden ist, dann kann man das Pfropfreis, das die Infektion bewirkt hat, abtrennen und trotzdem bleibt die einmal bunt gewordene Pflanze dauernd bunt, bildet weiterhin nur noch bunte Blätter, und man kann von ihr aus jetzt andere grüne Pflanzen mit der Buntblätterigkeit infizieren u. s. w.

Sämlinge von bunten Pflanzen sind immer rein und dauernd grünblätterig.

Die verschiedenen Malvaceenarten sind ungleich empfänglich für die Annahme der Buntblätterigkeit. Darüber verdanken wir besonders Lindemuth eine Reihe von Angaben. Es gibt danach Arten, die sehr hochgradig empfänglich sind und am andern Ende eine Reihe von Übergängen Arten, die ganz immun sind.

Auf einem anderen Wege als dem der Infektion von einem Pfropfsymbionten aus erfolgt keine Übertragung der Buntblätterigkeit. Von großem Einfluss auf die Entwickelung der Buntblätterigkeit ist das Licht, stellt man bunte Pflanzen schattig, so werden die neu gebildeten Blätter viel weniger bunt, fast rein grün, stellt man sie wieder sonnig, so werden die späteren Blätter wieder mehr bunt.

Diese Tatsachen sind alle lange bekannt und von Lemoine, Morren, Lindemuth u. a. völlig sicher gestellt. Um über die Natur dieser sonderbaren übertragbaren Buntblätterigkeit ins Reine zu kommen, habe ich dann in den Jahren 1904—1907 eine Serie von Untersuchungen durchgeführt[19]). Zunächst war ja an eine gewöhnliche parasitäre Infektionskrankheit zu denken. Aber die Sache liegt doch anders. Zunächst ist es nicht möglich, in den bunten

19) Baur, E., Zur Ätiologie der infektiösen Panachierung. Ber. Deutsch. Botan. Ges. 22. 1904. S. 454. — Derselbe. Über die infektiöse Chlorose der Malvaceen. Sitzungsb. kgl. preuß. Akad. d. Wissensch. 1906. S. 11. — Derselbe. Weitere Mitteilungen über die infektiöse Chlorose der Malvaceen und über einige analoge Erscheinungen bei *Ligustrum* und *Laburnum*. Ber. Deutsch. Botan. Ges. 24. 1906. S. 416. — Derselbe. Über infektiöse Chlorosen bei *Ligustrum*, *Laburnum*, *Fraxinus*, *Sorbus* und *Ptelea*. Ber. Deutsch. Botan. Ges. 25. 1907. S. 410. — Derselbe. Bemerkungen zu der Arbeit: „H. Lindemuth, Studien über die sogenannte Panaschüre und über einige begleitende Erscheinungen.“ Landwirtsch. Jahrbücher. 1908. S. 895. — Derselbe. Über eine infektiöse Chlorose von *Evonymus japonicus*. Ber. Deutsch. Botan. Ges. 26a. 1908. S. 711.

Pflanzen mikroskopisch einen Parasiten nachzuweisen, es könnte also nur ein ungemein kleiner Parasit in Frage kommen. Dann aber ist mit einer parasitären Ätiologie vor allem nicht vereinbar, dass der einzige Weg, auf dem eine Infektion erfolgen kann, der ist, dass ein Stück assimilierendes Gewebe einer buntblätterigen Pflanze auf eine grüne übertragen wird. Irgendein anderer Weg der Infektion ist nicht bekannt. Pressaft aus bunten Pflanzen bewirkt keine Infektion. Da ferner die infektiöse Buntblätterigkeit durch Samen nicht auf die Kinder übergeht — Sämlinge bunter Pflanzen sind immer grün — ist die Krankheit und damit der eventuelle Erreger gar nicht existenzfähig, sondern wird nur durch die Gärtner künstlich erhalten.

Obgleich nun aber nach allem, was wir wissen, ein parasitärer Organismus als Erreger der Infektion nicht in Frage kommen kann, so muss dennoch das stoffliche Etwas, das die Infektion bewirkt, das „Virus" die Eigenschaft haben, in kranken Pflanzen an Menge zuzunehmen. Wir können, wie ich schon früher ausgeführt habe, durch Transplantation eines einzigen kranken Blattes eine bis dahin gesunde Pflanze infizieren; diese produziert eine unbegrenzte Menge kranker Blätter; mit jedem einzelnen von diesen Blättern können wir wieder eine ganz andere Pflanze infizieren u. s. f. ad infinitum. Würde das „Virus" nicht in der kranken Pflanze an Menge zunehmen, so würde es bei jener Weiterinfektion, ja schon durch das Wachsen der betreffenden Pflanze selbst weiter verdünnt werden, und diese Verdünnungsmöglichkeit wäre natürlich begrenzt. Die Infektionsmöglichkeit ist nun aber nicht begrenzt; es muss also zweifellos das „Virus" innerhalb der kranken Pflanze an Menge zunehmen.

Ich habe nun weiterhin zeigen können, dass eine buntblätterige Pflanze nur deshalb buntblätterig bleibt, weil von den einmal bunten Blättern aus immer die neu entstehenden infiziert werden. Man kann diese Autoinfektion auf verschiedene Weise verhindern, und dann werden die weiterhin neu entstehenden Blätter nicht mehr bunt, sondern grün, und wenn eine Pflanze erst einmal nur grüne Blätter hat, bleibt sie dauernd grün, es sei denn, dass man sie wieder durch Pfropfinfektion mit einem buntblätterigen Zweige neu infiziert.

Ein Weg, die Autoinfektion zu verhindern ist der, dass man sorgfältig alle gelben Flecken in den Blättern ausschneidet, die ersten Blätter, die darauf in den nächsten 8 bis 14 Tagen zur Entwickelung kommen, erweisen sich dann noch als infiziert, auch auf ihnen muss man die gelben Flecke ausschneiden und bekommt dann schliesslich nur noch rein grüne Blätter.

Aus diesem Versuche folgt mit großer Wahrscheinlichkeit, dass das infizierende „Virus" in den gelben Flecken der fertigen Blätter

entsteht, ferner folgt daraus, dass in einer Pflanze in einem gegebenen Zeitpunkte nur eine begrenzte Menge „Virus“ vorhanden ist, nur so viel, als genügt, um etwa 3 bis 4 neu entstehende Blätter an den Sprossenden noch zu infizieren. Mit dieser Infektion wird das „Virus“ offenbar völlig aufgebraucht, entfernt man diese infizierten Blätter rechtzeitig ebenfalls, so ist damit die betreffende Pflanze völlig virusfrei und bleibt grün.

Ein zweiter Weg ist der, dass man die sämtlichen assimilierenden Blätter einer bunten Pflanze verdunkelt, auch dann werden zwar noch die ersten weiterhin an den Vegetationspunkten entstehenden Blätter gelbfleckig, aber wenn man auch diese verdunkelt, ehe sie zu assimilieren beginnen, dann werden auch hier die späteren Blätter schließlich grün. Bei dieser Prozedur darf also die Sprossspitze selbst belichtet sein, nur die assimilationsfähigen Blätter müssen verdunkelt werden. Auch aus diesen Versuchen läßt sich schließen, dass das Etwas, das die Infektion bewirkt, also das „Virus“ in den gelben Flecken der ausgewachsenen Blätter gebildet wird und zwar nur im Lichte.

Weiterhin habe ich dann durch entsprechende Ringelungsversuche zeigen können, dass die Weiterleitung des „Virus“ nur in der Rinde vor sich geht.

Abutilon-Arten oder andere Malvaceen, die selber immun sind gegen das „Virus“, leiten es meist auch nicht weiter, es gibt aber einige immune *Abutilon*-Arten z. B. eine immune Sippe von *A. arboreum*, welche zwar selbst nicht buntblätterig zu machen sind, die aber trotzdem das „Virus“ weiter leiten. Man kann das in der Weise demonstrieren, dass man auf eine buntblätterige Pflanze einen Zweig von einem immunen *A. arboreum* aufpfropft und auf diesen *arboreum*-Zweig dann einen Zweig einer stark empfänglichen Art etwa von *A. Avicennae*, dann bleibt der *arboreum*-Zweig und alle an ihm entstehenden Seitenzweige grün, aber der *Avicennae*-Zweig wird trotzdem durch diesen *arboreum*-Zweig hindurch von der bunten Unterlage her infiziert.

Wir haben also in dieser durch Pfropfung übertragbaren Buntblätterigkeit der Malvaceen, der infektiösen Chlorose, eine höchst eigentümliche Erscheinung vor uns. Es liegt hier nach allem, was wir wissen, eine Infektionskrankheit vor, die aber nicht von einem Parasiten hervorgerufen wird. In welcher Weise im einzelnen die Infektion erfolgt, was für ein Stoff das „Virus“ ist, das ist alles noch unbekannt. Ich habe schon früher eine Art von Arbeitshypothese über die Natur des „Virus“ ausgesprochen, die vorläufig mit allen bekannten Tatsachen in Einklang steht und die weiterhin durch neue Versuche zu prüfen wäre. Die Hypothese ist folgende: Das „Virus“ ist ein Stoffwechselprodukt der erkrankten Pflanze selbst, das aber in gewissem Sinne die Fähigkeit des „Wachsens“

besitzt. Ich nehme an, wir haben in dem „Virus" einen chemisch hoch organisierten Stoff vor uns. Dieser Stoff wirkt auf bestimmte Molekülgruppen in den embryonalen Blattzellen in analoger Weise ein, d. h. hängt sich an sie, wie nach der Ehrlich'schen Theorie die Toxine sich an die Seitenketten an den von ihnen vergifteten Plasmakomplexen anhängen. Von den bisher bekannten Toxinen, die damit ihre Wirksamkeit beendet haben, unterscheidet sich das hypothetische Toxin der infektiösen Chlorose nun aber dadurch, dass es imstande ist, unter gewissen Bedingungen zu wachsen, d. h. Stoffe, die mit ihm identisch sind, aus anderen Verbindungen abzuspalten oder Stoffe dieser Art synthetisch neu aufzubauen. Während nun aber die ursprünglichen Toxinmoleküle in den einmal infizierten Zellen an den Seitenketten der vergifteten Plasmakomplexe festhängen, gebunden sind, sind die in dieser Weise neu entstehenden nicht gebunden, da ja in den alten infizierten Blättern, in denen allein diese Neubildung des Toxins erfolgt, die Seitenketten bereits sämtlich belegt sind. Vielleicht sind aber auch nicht deshalb keine freien Seitenketten hier vorhanden, weil sie alle mit Toxinmolekülen belegt sind, sondern aus der Tatsache, dass auch alte Blätter gesunder Pflanzen kein „Virus" finden, könnte man schließen, dass die in den embryonalen Blättern eine Zeitlang — solange sie infizierbar sind — vorhandene freien Seitenketten auch auf andere Weise als durch die Toxinwirkung verschwinden, sowie die Blätter ein gewisses Entwickelungsstadium überschritten haben. Die neu gebildeten Toxinmoleküle wandern daher mit anderen löslichen Stoffen, bis sie in den Zellen kommen, wo sie unbelegte Seitenketten vorfinden, d. h. bis sie in embryonale Blattzellen kommen. Ich glaube nicht, dass die Annahme von in diesem Sinne wachstumsfähigen Stoffen allzu phantastisch ist.

Von den bisher bekannten Tatsachen steht keine mit dieser Hypothese in Widerspruch, und manche fürs erste schwer verständliche Erscheinungen werden durch sie sogar sehr gut erklärt. Dies gilt zunächst für die eigentümliche Erscheinung, dass das anfangs in der ganzen Pflanze verbreitete „Virus" sich in den embryonalen Blattzellen fast restlos ansammelt. Wir haben eben nur in den embryonalen Blattzellen freie Seitenketten. An diesen Seitenketten bleiben die zirkulierenden Toxinmoleküle haften, müssen ja also schließlich fast restlos angesammelt werden, hineinkommen können sie, aber nicht wieder hinaus. Genau dasselbe Gebundenwerden der Toxinmoleküle in den durch sie gerade affizierten Gewebearten haben wir ja auch bei den sonstigen Toxinen, für die Ehrlich seine Theorie aufgestellt hat.

Bei den Malvaceen existiert nicht bloß diese eine von *Abutilon Thompsoni* herrührende infektiöse Chlorose, sondern ich kenne auch noch zwei andere, ihre in jeder Hinsicht analoge, aber doch deutlich

unterscheidbare infektiöse Chlorosen, die wahrscheinlich unabhängig von ihr zuerst spontan in einer Erfurter Gärtnerei aufgetreten sind. Nähere Untersuchungen mit diesen beiden anderen Malvaceenchlorosen habe ich aber noch nicht ausgeführt.

Auch in anderen Pflanzenfamilien kommen infektiöse Chlorosen vor. Schon in der älteren Literatur[20]) finden sich vielerlei Angaben über solche übertragbare Buntblätterigkeit bei *Fraxinus Jasminum* u. s. w. Über eine Anzahl von Versuchen mit anderen Pflanzen habe ich selbst in den letzten Jahren einigemal berichtet. Ich kenne heute infektiöse Chlorosen, die in allem mit der *Thompsoni*-Chlorose der Malvaceen übereinstimmen in den Gattungen *Laburnum Sorbus*, *Ptelea*, *Fraxinus*, *Evonymus*, *Ligustrum*. Nach dem Aussehen der Blätter kann man nie sagen, ob in einem gegebenen Falle eine infektiöse oder eine nicht infektiöse Buntblätterigkeit vorliegt. Z. B. bei der infektiösen Chlorose von *Laburnum vulgare* sind die Blätter nicht fleckig, sondern ganz gleichmäßig gelb-grün, sehen genau so aus wie sonst diejenigen von nicht infektiösen samenbeständigen „*Aurea*"-Rassen. Bei *Fraxinus*, *Ptelea* und *Ligustrum* sind die Blätter infektiös-chlorotischer Individuen in ähnlicher Weise gelb und grün marmoriert, wie bei der infektiösen Chlorose der Malvaceen.

Bei diesen infektiösen Chlorosen handelt es sich also um eine in den verschiedensten Pflanzenfamilien vorkommende Erscheinung, deren nähere Aufklärung vom Standpunkte der allgemeinen Pathologie aus und dann aber auch für viele Fragen der Pflanzenphysiologie von hohem Interesse wäre. Es ist schade, dass diese Fragen bisher so wenig untersucht worden sind. Mit einem Bastardierungsvorgang hat freilich die Übertragung der Buntblätterigkeit ebensowenig gemeinsam, wie die Entstehung von Periklinalchimären. Man wird wohl gut tun, die Ausdrücke Bastardbildung auf vegetativem Wege, Pfropfbastarde u. s. w. zu kassieren, und für wirkliche, durch Verschmelzung von vegetativen Zellen entstandene Pfropfbastarde zu reservieren, von denen wir freilich heute noch keinen kennen und die es vielleicht überhaupt nicht gibt.

20) Literatur bei Cramer, P. J. S., Kritische Übersicht der bekannten Fälle von Knospenvariation. Natuurkundige Verhand. Hollandsche Maatschappij der Wetenschappen. 3. Verzamel., Deel VI 3. Stuk.

Nachträge zum sozialen Parasitismus und der Sklaverei bei den Ameisen.

(Zugleich 177. Beitrag zur Kenntnis der Myrmekophilen.)

Von E. Wasmann S. J. (Luxemburg).

(Schluss).

13. Über *Pheidole symbiotica* Wasm.

(Zu 1909, S. 693—694.)

P. W. Deckelmeyer sandte mir auf mein Ersuchen das ganze Material aus der betreffenden *Pheidole*-Kolonie, das er am 4. Juni 1908 gesammelt und zum Teil mit nach Rio Grande do Sul (Brasilien) genommen hatte. Es liegen mir jetzt im ganzen aus dieser Kolonie (Nr. 79) vor:

a) Von der als *Pheidole symbiotica* beschriebenen Schmarotzerameise, ergatoide Weibchenform: 2 ausgefärbte Exemplare, 2 unausgefärbte und 1 noch ganz weiße Puppe.

b) Von der dazu gehörigen Männchenform: 6 Puppen, unter denen 2 fast ausgefärbt sind, 2 ganz ausgefärbt, 1 davon schon glänzend schwarzbraun, aber die Flügel wie bei den übrigen Exemplaren noch als scheidenförmige, graue Lappen den Körperseiten anliegend.

c) Von der Soldatenform von *Pheidole pallidula*: 1 altes, ausgefärbtes Exemplar, keine Puppen.

d) Von der Arbeiterform von *Pheidole pallidula*: 19 ausgefärbte Exemplare, keine Puppen oder Larven.

[e) Von der Weibchenform von *Pheidole pallidula*: kein Exemplar, auch keine Larven oder Puppen.]

Deckelmeyer schreibt mir ferner nochmals: Die „Gastameisen" wurden gar nicht von den *Pheidole* belästigt, die sonst (beim Umdrehen des Steines, der 2 Nester bedeckt) wütend über die Eindringlinge herfallen. Wie die Ameisen selber, so waren auch die Puppen beider Formen (Deckelmeyer hielt nämlich die männlichen Puppen für solche von *Pheidole pallidula*) untereinander vermengt. Ob noch andere Brut im Neste war, könne er sich nicht mehr erinnern. Er nennt die betreffende Kolonie „ein starkes Nest". Sie muss also noch eine große Zahl von Arbeiterinnen und Soldaten der *Pheidole pallidula* enthalten haben, die er nicht mitsandte, weil er nur die „wenigen Gastameisen" für bemerkenswert hielt. Wäre eine Königin von *Pheidole pallidula* vorhanden gewesen, so würde er sie jedoch sicher mitgesandt haben.

Ich gebe nun die Beschreibung der Männchen nach den beiden ausgefärbten Puppen:

Pheidole symbiotica, ♂.

Sehr ähnlich jenem von *Pheidole pallidula*, aber durch die Fühlerbildung verschieden. Die Geißel der gelbbraunen Antennen

ist schlanker als bei letzterer Art, das erste Geißelglied nur sehr wenig verdickt, kaum breiter als die folgenden; es ist nicht kugelförmig, sondern kurz zylindrisch, so lang wie breit. Die folgenden Glieder nehmen an Länge allmählich zu gegen die Spitze der Geißel. Das Endglied ist doppelt so lang wie das vorletzte. Der die Ozellen tragende Stirnhöcker ist stark entwickelt, die Ozellen selber sehr groß. Länge 4,3 mm.

Beim Männchen von *Pheidole pallidula* ist das erste Geißelglied stark kugelförmig verdickt, doppelt so breit wie die folgenden. Das Endglied der Geißel ist nur um die Hälfte länger als das vorletzte.

Da die Männchen der verschiedenen *Pheidole*-Arten untereinander sehr ähnlich sind, dürften diese Unterschiede der Fühlerbildung genügen, um die Berechtigung von *Pheidole symbiotica* als eigener Art zu bestätigen, welche durch Mutation der Weibchenform ihrer ursprünglichen Stamm- und jetzigen Wirtsart zu einer neuen Schmarotzerameise wurde.

14. Über *Myrmica myrmecophila*.

(Zu 1909, S. 693.)

Während wir bei *Pheidole symbiotica* eine eigene ergatoide Weibchenform und eine Männchenform von der Stammart abgegrenzt finden, bin ich in bezug auf das folgende ergatoide *Myrmica*-Weibchen noch im Zweifel, ob es um eine konstante Mutation sich handelt, zumal nur ein einziges Exemplar bisher gefunden wurde. Da jedoch Forel eine bei *Myrmica lobicornis* in der Schweiz durch Bugnion entdeckte anormale Weibchenform, die er schon 1874 (Fourmis d. l. Suisse p. 78) beschrieb, 1905 (Mitt. Schweiz. Ent. Ges. XI, Heft 2, S. 88) definitiv als eine eigene Schmarotzerart unter dem Namen *Myrmica myrmicoxena* aufgestellt hat, dürfte es angezeigt sein, auch auf folgende anormale Weibchenform aufmerksam zu machen, die ich bei *Myrmica sulcinodis* am 27. August 1891 auf der Höhe des Arlbergpasses an der Grenze von Tirol und Vorarlberg (1800 m) in einer starken Kolonie jener Ameise fand.

Das Individuum ist eine ergatoide Königin, nur 5,2 mm lang, also von der Größe der größten Arbeiterinnen von *sulcinodis*, aber der Kopf bedeutend kleiner und heller, gelbbraun, nur in der Mitte der Stirn mit bräunlichem Schatten. Eine mittlere Stirnzelle ist vorhanden, aber viel kleiner als beim Weibchen. Stirnfeld stärker vertieft als bei Weibchen und Männchen. Der Thorax entspricht ganz demjenigen der Arbeiterin. Der Hinterleib ist viel größer als bei letzterer, 2,4 mm lang und 1,3 mm breit, der Rücken des ersten Segmentes braun, sonst wie der übrige Körper hellgelbbraun. Der Umfang des Hinterleibes ist derselbe wie bei den fast 7 mm langen echten befruchteten Weibchen in jener Kolonie,

während der Kopf nur halb so groß ist. Die Skulptur von Kopf und Thorax entspricht derjenigen der Weibchen und Männchen von *Myrmica sulcinodis*, ist aber etwas weniger grobrunzlig. Die abstehende gelbe Behaarung ist etwas länger und dichter als bei letzteren.

Während diese Eigentümlichkeiten mit Ausnahme des tieferen Stirnfeldes nur auf ein ergatoides Weibchen von *Myrmica sulcinodis* hindeuten, ist die Bildung der Epinotumdornen ganz verschieden. Bei *sulcinodis* sind die Dornen mäßig lang, schräg aufgerichtet, gerade, von der Basis bis zur Spitze allmählich verengt, letztere manchmal schwach aufgebogen. Bei der anormalen Weibchenform dagegen sind sie länger, die Mitte des ersten Stielchengliedes überragend, nicht aufgerichtet, sondern horizontal, nicht divergierend, sondern parallel, nicht gerade, sondern zweimal gebogen; nahe der schräg aufrecht gerichteten Basis biegen sich die Dornen erst bogenförmig abwärts und dann vor der Spitze wieder aufwärts; auch sind sie dünner, nahe der Basis stark verengt und von da an allmählich zugespitzt.

Ich schlage für diese Weibchenform, die durch die Bildung der Epinotumdornen auffallend von *Myrmica sulcinodis* abweicht, den Namen *Myrmica myrmecophila* vor. Dass es sich hier um ein aberrantes ergatoides Weibchen handelt, welches von *Myrmica sulcinodis* sich abgezweigt hat, dürfte wohl nicht zweifelhaft sein. Aber ob diese Aberration bereits konstant fixiert ist und damit den Beginn zur Entwickelung einer neuen parasitischen Spezies bildet, müsste erst durch weitere Beobachtungen entschieden werden.

15. Wheeler's neue Ansichten über die Koloniegründung von *Formica rufa*.

(Zu 1905, S. 194ff.; 1908, S. 258ff., 358ff.; 1909, S. 594ff., 663ff.)

In einer soeben mir zugesandten Arbeit: Observations on some European Ants (Journ. New-York Entom. Soc. XVII, Nr. 4, Dez. 1909, S. 172—187) berichtet Wheeler einige Beobachtungen über junge *rufa-fusca*-Kolonien, die er im Sommer 1909 im Kanton Wallis (Schweiz) fand, ferner über eine von ihm neuentdeckte Subspezies (*alpinus*)[29]) des *Strongylognathus Huberi* For. bei Zermatt, und über einige *Anergates-Tetramorium*-Kolonien ebendort. Hier sollen nur seine Ausführungen über die Koloniegründung von *F. rufa* (S. 172—176) näher besprochen werden.

1. Wheeler's neue Beobachtungen sind folgende:

Er fand am 20. Juli 2 *rufa-fusca*-Kolonien im Turtmanntale in Höhen von 2000 und 1900 m, von denen die erste mehrere

29) Er hält dieselbe (S. 180) noch für fähig, Sklavenpuppen zu rauben.

Hundert *fusca*-Arbeiterinnen, einige Larven und Puppen[30]) und eine schöne *rufa*-Königin enthielt; die andere Kolonie war viel schwächer, etwa 50—80 *fusca*-Arbeiterinnen, mehrere Larven von Geschlechtstieren dieser Art und eine *rufa*-Königin umfassend; außerdem lagen 4 noch frische *rufa*-Königinnen tot, mit abgetrenntem Hinterleibe, in einer der oberflächlichen Nestkammern. Ferner fand er am 11. August unterhalb des Bodengletschers bei Zermatt in einer Höhe von ca. 2000 m eine kleine gemischte Kolonie mit etwa einem Dutzend *fusca*-Arbeiterinnen, zwei Dutzend sehr kleinen *rufa*-Arbeiterinnen, einer *rufa*-Königin und gegen 50 Larven und Puppen der letzteren Art. Eine *fusca*-Königin fehlte in allen diesen 3 Kolonien, während Wheeler in den selbständigen *fusca*-Nestern, die er bis fast 3000 m Höhe auf dem Gorner Grat fand, 2—6 *fusca*-Königinnen antraf[31]). Zahlreiche, nach dem Paarungsfluge umherlaufende, entflügelte *rufa*-Weibchen sah er im Turtmanntale am 19. Juli, also einen Tag vor der Entdeckung der obigen zwei ersten Adoptionskolonien.

2. Wheeler's Schlussfolgerungen aus diesen Beobachtungen sind:

a) Er habe hier zum ersten Male die parasitische Koloniegründung von *F. rufa* mit Arbeiterinnen von *fusca* entdeckt.

b) Diese parasitische Koloniegründung von *rufa* sei eine obligatorische, gleich jener von *consocians* und *truncicola*, und sie stelle die gewöhnliche Form der Gründung neuer Niederlassungen bei *rufa* dar.

c) „Wasmann's Ansicht", dass die Koloniegründung von *rufa* wie („like") jene von *sanguinea* vor sich gehe, sei falsch.

d) Man müsse deshalb die Hypothese Wasmann's, dass die Dulosis bei *Formica* von einem Anfangsstadium des sozialen Parasitismus abzuleiten sei, völlig aufgeben.

Ich gehe nun zu meinen kritischen Bemerkungen über.

Zu a). — Wheeler hat übersehen, dass ich schon 1906 die parasitische Koloniegründung von *rufa* durch Adoption ihrer Weibchen in *fusca*-Nestern entdeckt habe[32]). Man vergleiche meine Arbeit von 1908 (Biol. Centralbl. XXVIII, Nr. 8—13), S. 258, Kap. 1: „Zwei natürliche Adoptionskolonien *rufa-fusca* bei

30) Von welcher Art, ob von *fusca* oder *rufa*, ist nicht angegeben; wahrscheinlich ist *fusca* gemeint.

31) Über die Pleometrose von *F. fusca* bei Luxemburg siehe: Ameisen von Luxemburg III, 1909, S. 76—77.

32) Bei der großen Zahl unserer beiderseitigen Publikationen ist ein solches Versehen leicht begreiflich. Auch ich hatte z. B. bei meiner Arbeit über die gemischten Kolonien von *Lasius* (1909) vergessen, dass Wheeler schon 1905 solche Kolonien aus Nordamerika erwähnte (siehe oben S. 494), und bin ihm dafür zum Danke verpflichtet, dass er mich brieflich darauf aufmerksam machte.

Luxemburg". Die zwei von mir daselbst (S. 260) beschriebenen, im Frühling 1906 entdeckten Kolonien entsprechen genau den von Wheeler gefundenen. Die erste derselben (vom Stadium 3) ist analog der dritten der Wheeler'schen Kolonien, die zweite (vom Stadium 1 2) ist analog den beiden ersten Wheeler'schen Kolonien; letztere gehören jedoch wahrscheinlich einer jüngeren Entwickelungsstufe des Stadiums 1 an; sicher ist dies für die zweite der Kolonien von Wheeler, die noch Larven der Geschlechtstiere von *fusca* enthielt, und in welcher auch außer der aufgenommenen *rufa*-Königin noch 4, wahrscheinlich von den *fusca* bei ihrem Eindringen in das Nest getötete *rufa*-Weibchen sich fanden. Den Ursprung der beiden, 1906 von mir entdeckten *rufa-fusca*-Kolonien habe ich ferner 1908 ebenso erklärt, wie Wheeler es 1909 mit seinen Kolonien tut: durch Adoption eines befruchteten *rufa*-Weibchens in einer *fusca*-Kolonie. 1909 (S. 663 ff.) konnte ich dann weiterhin feststellen, dass die *rufa*-Königin nach ihrer Aufnahme im *fusca*-Neste die Königin der Hilfsameisenart tötet. Wheeler's neue Beobachtungen sind also eine Bestätigung meiner Beobachtungen von 1906 und ihrer Erklärung derselben von 1908[33]).

Zu b). — Wheeler hält jedoch die parasitische Koloniegründung von *rufa* durch Adoption ihrer Weibchen bei *fusca* für die obligatorische, normale Form der Gründung neuer Niederlassungen von *rufa*. Ich hatte dagegen schon 1905 (S. 195 ff.) ausdrücklich hervorgehoben und durch zahlreiche Beobachtungen damals und seither bewiesen, daß die befruchteten Weibchen von *rufa* gewöhnlich ihre neuen Niederlassungen mit Hilfe von Arbeiterinnen der eigenen Art durch Zweigkoloniebildung gründen; auch für die Adoption von *rufa*-Königinnen durch fremde Kolonien und fremde Rassen derselben Art habe ich zahlreiche Belege erbracht. Nur wenn die befruchteten *rufa*-Weibchen keine Arbeiterinnen der eigenen Art finden, wenden sie sich zur Aufnahme an *fusca*. Dieser Fall trifft aber gerade auf jenes Gebiet zu, wo Wheeler seine drei neuen Adoptionskolonien *rufa-fusca* fand. Dasselbe liegt an der oberen Grenze des *rufa*-Gebietes im Wallis, in einer Höhe von 1900—2000 m; das *fusca*-Gebiet reicht dort noch höher

33) [Ob die Priorität für die Entdeckung der parasitischen Koloniegründung von *rufa* mir zukommt oder vielleicht Escherich, ist noch nicht aufgeklärt. Letzterer zeigte mir im November 1905 bei einem Besuch in Straßburg eine *rufa*-Königin, die er bei einigen *fusca*-Arbeiterinnen im Schwarzwald gefunden hatte. Aber es wurde mir nicht klar, ob die Königin bereits aufgenommen war bei den *fusca* oder noch von ihnen getrennt, wie es bei einer meiner Beobachtungen von 1902 (Biol. Centralbl. 1908, S. 259) der Fall gewesen. Escherich hat 1906 in seinem vortrefflichen Buche „Die Ameise" diese seine Beobachtung bei der Koloniegründung der Ameisen nicht erwähnt und auch seither nichts darüber publiziert.]

hinauf, nach Wheeler bis fast 3000 m[34]). Es kann daher gar nicht befremden, dass die beim Paarungsfluge[35]) nach oben verschlagenen *rufa*-Weibchen relativ häufig bei *fusca* Aufnahme suchen. Aber daraus schließen zu wollen, dass *rufa* bei der Gründung ihrer neuen Niederlassungen ebenso regelmäßig wie *truncicola* und *consocians* sich der Adoption durch Arbeiterinnen von Sklavenarten bediene, ist unbegründet, ja gegenüber der so häufigen Zweigkoloniebildung von *F. rufa* überhaupt unrichtig.

Zu c). — Wheeler schreibt mir ferner die Ansicht zu, die Koloniegründung von *rufa* erfolge wie bei *sanguinea*, indem er sagt (S. 174): „These three colonies . . . lend no support to Wasmann's view, that the *rufa*-queen, under natural conditions, behaves like *sanguinea*“[36]). Hier liegt wohl ein Missverständnis von Seite Wheeler's vor. Ich habe niemals und nirgendwo behauptet, dass die *rufa*-Königin sich bei ihrer Koloniegründung ebenso verhalte wie die *sanguinea*-Königin. Ich habe vielmehr wiederholt betont, dass die *rufa*-Königin, wenn sie in *fusca*-Nester eindringt, ihre Kolonie durch Adoption bei den alten Arbeiterinnen gründet, nicht durch Puppenraub, wie es die *sanguinea*-Königin wenigstens meist zu tun scheint. Daher habe ich auch die 1906 entdeckten *rufa-fusca*-Kolonien als „Adoptionskolonien“ erklärt (1908, S. 259), nicht als „Raubkolonien“. Ich habe ferner aus meinen Versuchen über die Koloniegründung von *rufa*-Weibchen (1908, S. 358–369) den Schluss gezogen, dass ihre Adoption durch Arbeiterinnen von *fusca* unter günstigen Verhältnissen gelingen könne, während von einem Gelingen ihrer Koloniegründung durch Puppenraub daselbst gar keine Rede war. Nur insofern hatte ich eine gewisse Ähnlichkeit zwischen dem Benehmen der *rufa*- und der *sanguinea*-Königin gefunden, als auch erstere manchmal — aber nicht immer —, wenn sie von den *fusca* angegriffen wird, sich energisch verteidigt; dass sie ferner diesen Angriffen manchmal unterliegt, wofür auch die 4 frischgetöteten *rufa*-Königinnen in der zweiten Kolonie Wheeler's wahrscheinlich Zeugnis ablegen; dass endlich 2 von den *rufa*-Königinnen, mit denen ich bisher experimentierte, ein auffallendes Interesse für die Arbeiterkokons von

34) Dies dient auch zur Ergänzung meiner Angaben von 1909 (S. 629) über die oberen Grenzen der *rufa*- und der *fusca*-Region in den Alpen. In dem südlicher gelegenen Wallis reicht die Grenze beider höher hinauf als in Vorarlberg und Nordtirol.

35) Dass derselbe in der hochalpinen Region später als in der Ebene erfolgt, zeigt Wheeler's Beobachtung vom 19. Juli.

36) In dem Worte „like“ liegt für die deutsche Übersetzung ein Doppelsinn; es kann heißen „so wie“ oder auch „ähnlich wie“. Dass die *rufa*-Königin sich manchmal ähnlich wie die *sanguinea*-Königin verhalte, gibt auch Wheeler zu, wie wir unten sehen werden. Auf diese Bedeutung des Wortes „like“ kann sich also seine Polemik nicht beziehen, es sei denn, dass er eine vollständige Ähnlichkeit meinte, die auch von mir nicht behauptet worden war.

fusca zeigten, dieselben sammelten und verteidigten und auch einige Puppen aus den Kokons zogen; später aber ließen sie sich auch in diesen Fällen von den alten *fusca*-Arbeiterinnen adoptieren. Eine Arbeiterin von *fusca* ist in meinen Versuchsnestern niemals durch eine *rufa*-Königin erzogen worden, während mehrere *sanguinea*-Weibchen auf diesem Wege ihre neuen Kolonien gründeten (1908, S. 369 ff.). Ich betone also nochmals, dass ich die zwischen dem Benehmen der Königinnen von *rufa* und *sanguinea* bestehenden Verschiedenheiten ebenso hervorgehoben habe wie die Ähnlichkeiten.

Übrigens fügt Wheeler selbst (S. 176) einen Satz bei, der offen zugesteht, die *rufa*-Königin könne sich manchmal ähnlich benehmen wie die *sanguinea*-Königin: „Possibly the *rufa*-queen, like the queen of *sanguinea* and of other species of *Formica* may be, as I have suggested[37]), an opportunist to the extent of regulating her behavior according to the behavior of the particular *fusca*-colony which she enters. If the *fusca* are aggressive, she may act more like *sanguinea*, whereas if they are timid or indifferent she probably permits herself to be passively adopted." Das ist doch dasselbe, was auch ich aus meinen Versuchen (1908, S. 369) einige Monate früher geschlossen hatte[38]).

Zu d). — Die letzte Schlussfolgerung Wheeler's, dass man nämlich die Hypothese Wasmann's, wonach die Dulosis in der Gattung *Formica* von einem Anfangsstadium des sozialen Parasitismus abzuleiten sei, infolge seiner neuen Entdeckungen von 1909 vollständig aufgeben müsse, erledigt sich hiermit von selber. Denn Wheeler hat gegen dieselbe in seiner neuen Arbeit gar nichts bewiesen; im Gegenteil, er hat in Wirklichkeit meine 1908 ausgesprochene Ansicht über die fakultative Koloniegründung der Weibchen von *rufa* durch Adoption bei Arbeiterinnen von *fusca* nur bestätigt. Meine Arbeit von 1909, welche die Entwickelung des sozialen Parasitismus und der Sklaverei in der Gattung *Formica* zusammenfassend behandelte, war ihm, wie er in einer Anmerkung mit-

37) The ants of Casco Bay, Maine, with observations on two races of *Formica sanguinea* (Bull. Am. Mus. Nat. Hist. XXIV, 25. Sept. 1908), S. 633 ff. — In dieser Arbeit referierte Wheeler meine Ausführungen von 1908 (Weitere Beiträge) über die Ähnlichkeiten im Verhalten gewisser *rufa*-Weibchen mit den *sanguinea*-Weibchen in richtiger Weise und schloss sich (S. 637–638) meinen Anschauungen über die hypothetische Entwickelung des *sanguinea*-Stadiums aus einem *rufa*-ähnlichen Stadium sogar teilweise an, obwohl er auch die Schwierigkeiten hervorhob, die ihnen nach seiner Ansicht entgegenstanden. Letztere dürften durch meine neue Arbeit von 1909, in welcher Emery's Theorie der primitiven Raubweibchen zurückgewiesen wurde, wohl großenteils schon beseitigt sein.

38) Diese Arbeit (Weitere Beiträge etc.) hatte ich am 20. Juli 1908 an Wheeler gesandt. Er zitierte sie auch schon in seiner Publikation vom 25. September 1908 (siehe oben Anm. 37); in seiner letzteren Publikation vom 4. Dezember 1909 ist sie ebenfalls in einer Anmerkung (S. 173) zitiert.

teilt, noch nicht näher bekannt. Ich habe deshalb auf letztere Arbeit im obigen keinen Bezug genommen, sondern nur auf jene von 1908.

[Neuerdings hat Wheeler in seinem schönen Buche „Ants" (New-York 1910), S. 440 eine Tabelle der hypothetischen Entwickelung des sozialen Parasitismus und der Sklaverei bei den Ameisen gegeben. In derselben leitet er aus der selbständigen Koloniegründung zuerst die fakultative Adoption der Königinnen durch Arbeiterinnen der eigenen Art ab, dann aus dieser die obligatorische Adoption durch Arbeiterinnen der eigenen Art, und aus dieser die obligatorische Adoption durch Arbeiterinnen fremder Arten; von diesem Stadium aus zweigen dann der soziale Parasitismus und die Sklaverei nach verschiedenen Richtungen hin ab. Zu dieser Tabelle ist zu bemerken, dass der soziale Parasitismus in seiner primitivsten Form schon mit dem dritten der oben genannten Stadien beginnt, weil daselbst bereits die Fähigkeit zur selbständigen Koloniegründung der Königinnen verloren gegangen ist. Also leitet auch Wheeler heute noch die Entwickelung des obligatorischen sozialen Parasitismus einerseits und der Sklaverei anderseits von einem Anfangsstadium des temporären sozialen Parasitismus ab. Dieses Anfangsstadium wird uns aber in der Gattung *Formica* am besten durch ein „*rufa*-ähnliches Stadium" repräsentiert, in welchem die Koloniegründung für gewöhnlich mit Hilfe von Arbeiterinnen der eigenen Art, in Ermangelung derselben aber auch schon mit Arbeiterinnen einer fremden Art erfolgt. Ich glaube daher in dieser neuen Tabelle Wheeler's eine Bestätigung der von mir 1908 (Weitere Beiträge S. 440) und 1909 (Ursprung des sozialen Parasitismus S. 626) gegebenen Tabellen sehen zu dürfen. Man braucht sie nur miteinander zu vergleichen, um sich davon zu überzeugen.]

16. Zur Koloniegründung von *Strongylognathus testaceus*.

(Zu 1908, S. 420ff.)

Dass in den gemischten Kolonien von *Strong. testaceus* mit *Tetramorium caespitum* auch eine Königin der letzteren Art vorkommt, hatte ich 1890 in zwei Kolonien bei Prag in Böhmen entdeckt[39]) und darauf die Hypothese aufgestellt[40]), dass diese gemischten Kolonien durch Allianz eines befruchteten *Strongylognathus*-Weibchens mit einem *Tetramorium*-Weibchen, also durch primäre Allometrose (siehe oben S. 546), entstehen. 1907 fanden dann Forel und Wheeler[41]) in der Schweiz ebenfalls in einer

39) Die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Ameisen, 1891, S. 110—112.

40) Ebenda, S. 114. Siehe auch 1908, S. 420—422.

41) Comparative Ethologie of the European and North-American Ants (Journal f. Psychologie and Neurologie XIII, 1908), S. 428—429.

dieser gemischten Kolonien eine *Tetramorium*-Königin. Neuerdings veröffentlichte auch Al. Mrázek in den Acta Societatis Entomologicae Bohemiae (V, 1908, Heft 4, S. 144—146) eine Mitteilung „Zur Biologie der gemischten *Strongylognathus-Tetramorium*-Kolonien", durch welche obige Beobachtungen und deren hypothetische Erklärung bestätigt werden. Ich lasse das deutsche Resumé (S. 146) seines czechischen Berichtes hier wörtlich folgen:

„Es wird zunächst ein weiterer Fund einer *Tetramorium*-Königin in einer *Strongylognathus*-Kolonie (Juni 1908 bei Čelakovice in Böhmen) erwähnt. Im weiteren wird über eine gelungene Allianz beider Königinnen berichtet. Einer im Freien (27. Juli 1908 bei Čelakovice) gefundenen entflügelten *Tetramorium*-Königin, welche im Begriffe stand, eine neue Kolonie zu gründen, wurde im künstlichen Neste ein entflügeltes Weibchen von *Strongylognathus* beigesellt. Dasselbe wurde nach einigen Drohungen durch aufgesperrte Mandibeln weiter ganz unbehelligt gelassen, und die beiden Weibchen hielten sich fortan in demselben Kämmerchen auf, obgleich es dem *Strongylognathus*-Weibchen möglich war, durch einen engen, für ihre weit größere Genossin unpassierbaren Gang zu entweichen und sich so den event. Feindseligkeiten zu entziehen. Bereits am zweiten Tage sah ich ein Häuflein abgelegter Eier, die von dem *Tetramorium*-Weibchen gepflegt wurden. Es ist leider nicht gelungen, die beiden Weibchen bis zum Ausschlüpfen der ersten Arbeiterinnen am Leben zu erhalten (beide starben im Laufe des November), aber immerhin bildet dieser Versuch einen guten und zwar ersten direkten Beweis für die Wahrscheinlichkeit der von Wasmann hypothetisch angenommenen Entstehungsweise der *Strongylognathus*-Kolonien durch Allianz der Königinnen."

Bezüglich der Koloniegründung von *Lasius niger* konstatiert Mrázek (Acta Soc. Ent. Boh. V, 1908, S. 76) nochmals, dass bei Prag und insbesondere in der hochgelegenen gebirgigen Umgebung von Příbram die *Lasius*-Königinnen bei der Gründung neuer Kolonien mit der Eiablage regelmäßig erst nach der Überwinterung im Frühjahr beginnen. Ich hatte dagegen im Sommer 1906 bei Lippspringe in Westfalen beobachtet, dass die Weibchen von *Lasius niger* schon wenige Tage nach dem Paarungsfluge mit der Eiablage begannen, während die Weibchen von *Lasius umbratus* und *flavus* noch nach mehreren Wochen keine Eier gelegt hatten (1908, S. 332—333). Bei den 4 Königinnen von *Lasius flavus* dagegen, die ich Ende September 1909 bei Luxemburg fand (siehe oben S. 453), hatte die Eiablage schon im Herbste begonnen. Die Verschiedenheit der Wahrnehmungen Mrázek's von den meinigen ist wahrscheinlich auf lokale Ursachen zurückzuführen.

Es sei noch erwähnt, dass Mrázek (Acta Soc. Ent. Boh. V, 1908, S. 146) auch über Brachypterie bei Mermithogynen von

Lasius alienus (d. h. über Weibchen, die mit *Mermis* infiziert sind) berichtet (Příbram bei Prag). Dagegen hängt die von mir bei Weibchen von *Formica sanguinea* beobachtete Brachypterie mit der Pseudogynenerziehung und durch diese mit der Zucht der *Lomechusa*-Larven zusammen. Über diese makronoten brachypteren *sanguinea*-Weibchen vergleiche „Ameisen und Ameisengäste von Luxemburg" III, 1909 (Arch. trim. Inst. Grand-Ducal, IV, fasc. 3 u. 4), S. 57 u. Taf. VI, Fig. 13 u. 14.

Inhaltsübersicht.

Seite

1. Pleometrose und Allometrose.
   I. Pleometrose 453
   II. Allometrose 456
2. Über die Gründung der Kolonien bei *Formica sanguinea*:
   a) Viehmeyer's Allianzhypothese 460
   b) Die phylogenetische Beziehung zwischen Parasitismus und Dulosis 462, 475
3. Weitere Momente zur Koloniegründung von *sanguinea*. Neue Versuche mit *sanguinea*-Weibchen 1909:
   a) Koloniegründung durch zufälligen Puppenfund 477
   b) Versuche mit einem *sanguinea*-Weibchen 478
   c) Zur Beurteilung kleiner *sanguinea*-Kolonien 479
   d) Versuche mit zwei *sanguinea*-Weibchen 482
4. Tötung von *sanguinea*-Arbeiterinnen durch die eigenen Sklaven . . . 485
5. Neue Versuche mit *truncicola*-Weibchen 1909 487
6. Neue Versuche über die Aufzucht von *fusca* durch *truncicola* 490
7. Vergleichsversuche über die Aufzucht von *fusca* durch *rufa* 491
8. Weitere Schicksale der Adoptionskolonie *rufa-fusca* I 492
9. Aufnahme fremder Königinnen bei *F. rufa* 493
10. Temporärer sozialer Parasitismus bei *Lasius*-Arten 493
11. Über zusammengesetzte Nester von *Leptothorax*-Arten mit anderen Ameisen 494
12. Über parasitische Ameisen der Tropen 495
13. Über *Pheidole symbiotica* Wasm. Beschreibung des Männchens . . . 515
14. Über *Myrmica myrmecophila* 516
15. Wheeler's neue Ansichten über die Koloniegründung von *F. rufa* . . 517
16. Zur Koloniegründung von *Strongylognathus testaceus* 522

Zur Biologie und Psychologie von Formica rufa und anderen Ameisen.

Verhalten von Angehörigen fremder Kolonien gegeneinander. — Adoption fremder Königinnen. — Zur Frage der Koloniegründung bei *F. rufa*.

Von **Rudolf Brun**, Zürich.

Im Laufe der letzten Jahre habe ich, zum Teil gemeinschaftlich mit meinem Bruder, Herrn Edgar Brun in Kemptthal, eine Reihe von Experimenten und Beobachtungen an *Formica rufa* und einigen anderen Arten angestellt, die sich namentlich auf das gegenseitige Verhalten von Angehörigen fremder Nester unter verschiedenen Umständen sowie auf Adoption fremder Königinnen erstreckten. Bei den Versuchen der ersten Art wurde stets mit relativ großen Mengen von Ameisen und unter möglichst natürlichen Verhältnissen (in freier Natur) operiert; einige Parallelversuche und Beobachtungen, die mein Bruder in Kemptthal machte, bilden eine gute

Kontrolle meiner Experimente und ergänzen sie aufs beste. Das Schicksal einer künstlichen Misch- und Adoptionskolonie konnte mehrere Jahre hindurch verfolgt werden, ein Umstand, der es ermöglichte, die jeweilen erzielten Resultate nicht nur nach ihrem momentanen Anscheine, sondern nach ihren Folgen zu beurteilen und so über allen Zweifel festzustellen. — Zum Schlusse teile ich noch einige zufällige Beobachtungen mit, die geeignet sind, die in neuerer Zeit von Wasmann und Wheeler vertretenen Ansichten über den Modus der Koloniegründung bei *F. rufa* und Verwandten zu bestätigen.

I.

Geschichte einer künstlichen Misch- und Adoptionskolonie von *F. rufa* i. sp. und *pratensis* de Geer. vom Frühjahr 1907 bis Frühjahr 1910; mit vielen Zwischenexperimenten.

Am 10. Mai 1907 verpflanzte ich aus dem Zollikoner Walde in unsern Garten bei Zürich einen großen Sack voll Ameisen, die sich aus folgenden, weit auseinanderliegenden Kolonien rekrutierten:

I. Aus einem mittelgroßen, stark bevölkerten Neste von *F. pratensis*: Eine große Zahl von Arbeitern, viele männliche Puppen und weibliche Larven in vorgerückten Stadien, eine enorme Menge von Eiern und jungen Larven, die wahrscheinlich die neue Arbeitergeneration repräsentierten. Eine Königin war nicht auffindbar.

II. Aus einem kleinen *pratensis*-Neste, 3 Min. oberhalb des ersten: Verhältnismäßig wenig Arbeiter, dagegen viele Eier; keine Königin.

III. Aus einer sehr volkreichen Kolonie von *F. rufa* i. sp.: Enorme Mengen von Arbeitern mit Brut, keine Königin.

IV. Aus zwei großen, etwa 30 m auseinanderliegenden *rufa*-Nestern, mindestens $^1/_2$ Stunde von Kolonie III entfernt: Das Gros der Arbeiter und der Brut. Keine Königin.

Die Einsammlung der Tiere erfolgte innerhalb 2 Stunden, von 10—12 Uhr vormittags, bei sonnigem, heißem Wetter. Eine besondere Mischung im Sacke nahm ich nicht vor.

Um $1^1/_2$ Uhr, also nach $1^1/_2$stündigem Verweilen der IV. Kolonie im Sacke, öffnete ich diesen im Garten und legte ihn an den Rand einer Wiese auf ein schmales Rosenbeet in der Nähe einer Gruppe junger Tannen. Die Tiere entströmten in ungeheuren Mengen, besetzten sofort alle vorhandenen Erdspalten längs des Wiesenbords und bargen ihre Brut darin, soviel irgend Platz hatte. Dabei war von feindlicher Reaktion zwischen den verschiedenen Parteien absolut nichts zu bemerken: Alles befand sich in bester Eintracht. Ich grub nun am anderen Ende des Rosenbeetes (4 m vom Sacke entfernt) einige Lagen morsches Holz, Reste eines ausgedienten Vogelkästchens, locker in die Erde, derart, dass mehrere geräumige Kammern übereinander entstanden, in deren oberste das Flugloch

Eingang gewährte. $3^1/_2$ Stunden nach der Öffnung des Sackes waren die Tiere allgemein dorthin orientiert und es entwickelte sich ein kolossaler Umzug, der in den ersten Tagen auch während der Nacht anhielt; erst nach 14 Tagen war der letzte Rest der in den Erdspalten provisorisch untergebrachten Brut im neuen Neste versorgt! Beim Umzuge waren die *rufa* und *pratensis* gleichermaßen tätig und schienen keinen Unterschied zwischen ihresgleichen und der fremden Rasse zu machen. Da ich die Ameisen während der ersten 4 Tage mit Zuckersaft fütterte, fühlten sie kein Bedürfnis, in der Umgegend zu fouragieren. Am 14. Mai reichte ich ihnen kein Futter mehr; die Folge war, dass schon um 10 Uhr morgens ganze Heere in der Richtung einer Gruppe von Haselnussbäumen ausschwärmten. Um 11 Uhr hatten sie an deren Fuße bereits ein großes Nest von *Lasius niger* erobert, das den Schlüssel zu den ausgedehnten „Blattlausparks" jener Bäume bildete. Von nun an bildete die „Blattlauszucht" ihre Hauptnahrungsquelle, der sie stets mit großem Eifer nachgingen.

Ich stellte nun folgende Experimente an:

1. Versuch: Am 22. Mai entnahm ich dem Neste III (im Walde) einige Hundert Arbeiter, ohne Brut, und setzte sie neben dem Mischneste an der großen Heerstraße aus. Erfolg: Die Ankömmlinge, die sehr ängstlich und verwirrt schienen, wurden sofort angegriffen und teils zersprengt, teils festgehalten und „à froid" (d. h. ohne Anwendung von Gift) exekutiert. Einige wenige wurden indessen, nach längerem „Parlamentieren" mit den Fühlern, zu Gnaden angenommen und ins Nest transportiert, alsbald aber von anderen Nestbewohnern wieder herausgezerrt und nun möglichst weit weg „deportiert". Dabei war es sehr komisch, zu sehen, mit welcher Hast die Trägerin, nachdem sie ihr Opfer, etwa 3 m vom Neste entfernt, losgelassen, kehrt machte, zurückeilte, und wie die Verbannte sofort ihre Spur aufnahm, um fast gleichzeitig mit der Trägerin wieder am Neste anzukommen! Vereinzelte Szenen dieser Art beobachtete ich auch noch tags darauf; — ob die Deportierten nicht doch schließlich, nach immer wiederholter Rückkehr, im Neste geduldet wurden, entzog sich meiner Kontrolle; es ist aber wohl wahrscheinlich. Die naive, echt ameisenhafte Art der Nestbesitzer, die neuen Eindringlinge vor die Türe zu setzen, ist ganz dieselbe, die Forel[1]) an jenen *Leptothorax* beschrieb, von denen er zwei Nester, A und B, im gleichen Raume einquartiert hatte. —

2. Versuch: Am folgenden Nachmittage wiederholte ich das Experiment mit folgenden Modifikationen:

In den mittlerweile gewaschenen großen Sack raffte ich aus den beiden Nestern IV die Mehrzahl der noch vorhan-

1) Forel: Fourmis de la Suisse, 1874, p. 264.

denen Ameisen mit massenhaft Brut (darunter einige bereits ausgeschlüpfte Männchen) und leerte den Inhalt (sicher einige Tausend Arbeiter) um 11 Uhr vormittags vor dem Gartennest aus. Nach einigen Sekunden stürzten von der zugewendeten Seite des Nestes eine Menge Bewohner den Ankommenden entgegen; auf der abgewendeten Seite dagegen ging alles ruhig seinen Gang; der Umzug z. B. schien nicht im geringsten gestört zu sein. Wo beide Parteien sich trafen, gab es heftige Ruckbewegungen, Anfahren mit offenen Kiefern, lebhaftes Fühlerspiel. Zahlreiche Neue nähern sich dem Neste von verschiedenen Seiten, dringen unerschrocken vor bis auf die Kuppel, scheinen sich orientieren zu wollen und eilen schließlich, ohne ins Innere einzudringen, wieder zurück. Keine einzige wird feindlich angehalten; nirgends entspinnen sich Kämpfe! Die anfängliche Aufregung der Nestbewohner legt sich sehr bald; allenthalben mischen sie sich ihrerseits unter die Neuen und beschäftigen sich angelegentlich mit deren Brut, die sie genau untersuchen und schließlich nestwärts fortschleppen. Schon nach $^1/_4$ Stunde werden die ersten Puppen eingebracht und nach einer weiteren Stunde sind die Neuen bereits allgemein nach dem Neste orientiert: Die gesamte Brut ist auf der Wanderschaft, Tausende von Trägern eilen auf den Platz und um 3 Uhr nachmittags haben fast alle Neuen gastliche Aufnahme gefunden. Auch während dieser ganzen Zeit konnte ich absolut nichts von feindlicher Reaktion zwischen den beiden Parteien wahrnehmen.

Dazu noch einige Kontrollexperimente, die Herr Edgar Brun in Kemptthal machte. Ich entnehme seinen diesbezüglichen Notizen wörtlich folgendes:

1. „Ich setzte zwei in einem Neste von *F. pratensis* gefundene Königinnen mit etwa 40 Arbeitern in ein 12 cm hohes Glas. Einige Tage später entnahm ich einem fremden *pratensis*-Neste B ($^1/_4$ Stunde von A entfernt) ca. 400 Arbeiter, schüttete sie in das Glas zu den ersten und leerte das Ganze unmittelbar darauf an sonniger, ameisenfreier Halde aus. Resultat: Völliger Friede, der dauernd anhielt!“ (Im folgenden Jahre bestand an jener Stelle eine kleine *pratensis*-Kolonie.)

2. „Ich nahm einen kleinen Sack, füllte ihn mit Arbeitern und sehr viel Brut eines *rufa*-Nestes A und leerte ihn etwa 1 m entfernt von einem zweiten, weit abliegenden *rufa*-Neste B aus. Resultat: In Massen stürzten die Ameisen aus ihrem Nest, umzingelten die Fremden und griffen teilweise an; die meisten machten sich aber alsbald über die Brut her. Nach etwa 15 Minuten herrschte völliger Friede zwischen den beiden Parteien und gemeinschaftlich wurde die Brut ins Nest gebracht. — Dieses Experiment machte ich im August, abends 6 Uhr, bei mäßig warmer Temperatur und Sonnenschein.“

3. „Dasselbe Experiment wiederholte ich Ende August an einem schwülen Nachmittage mit den gleichen Nestern, ohne aber den Arbeitern A Brut mitzugeben. Resultat: Sämtliche Fremden wurden zersprengt oder vernichtet."

4. „Dasselbe Experiment Anfang September: Ich gab demselben Neste B wieder einen, diesmal größeren Sack voll Ameisen aus Nest A, auch wieder ohne Brut, aber mit massenhaft Geflügelten beider Geschlechter. Nach einem Geplänkel von 20 Minuten vollkommene Eintracht und Aufnahme der Arbeiter und Geflügelten aus Nest A im Neste B."

Es sei mir gestattet, an diese Experimente einen kurzen psychologischen Exkurs zu knüpfen.

Bei meinem ersten Versuche waren es selbstverständlich die alten Nestgenossen[2]), die einige der Neuankommenden sofort wieder erkannten und ohne weiteres ins Nest brachten. Aus diesem wurden sie dann von den stammesfremden Mitbewohnern wieder hinausgeworfen: diese waren es auch, welche viele der Neuen „à froid" exekutiert oder verjagt hatten. Jene hatten also, neben der Gewöhnung an den neu entstandenen „Mischgeruch", das Engramm ihres alten Nestgeruchs getreulich bewahrt, das diesen fehlte und die deshalb auf den reinen III-Geruch feindselig reagierten, allerdings bei weitem nicht mehr so intensiv, wie sie das ursprünglich getan hätten, d. h. ohne die Gewöhnung an den „Mischgeruch", in dem ja die Komponente III enthalten war. Der psychische Faktor des „Mischgeruches" reichte also höchstens dazu aus, die Intensität der feindlichen Reaktion gegenüber solchen Individuen, die eine Komponente desselben besaßen, abzuschwächen, nicht aber, sie aufzuheben.

Wie kommt es nun aber, dass im zweiten Falle von Anfang bis zu Ende des Experimentes kaum Andeutungen von Feindseligkeit zu beobachten waren, m. a. W.: dass offenbar auch die Individuen, welche das Engramm des reinen Nestgeruches IV nicht besaßen, freundlich (resp. nicht feindlich) reagierten? Dabei waren ja die Verhältnisse in bezug auf die Geruchskomponenten, mutatis mutandis, ganz dieselben, auch intensiter, denn im neuen Mischneste waren ja Angehörige der Nester III und IV in ungefähr gleichen Mengen vertreten! Wir dürfen hier also das positive Resultat nur zum geringsten Teile der Wirkung der erfolgten Geruchsmischung zuschreiben. (Schluss folgt.)

2) Vgl. Forel's analoges und sehr detailliert geschildertes Experiment an einer künstlich von ihm erzeugten Allianzkolonie *sanguinea-pratensis*, in „Fourmis de la Suisse" 1874, p. 281.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der kgl. bayer. Hof- u. Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Der Abonnementspreis für 24 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einsenden zu wollen.

Bd. XXX. 15. August 1910. № 16.

Inhalt: **Brun**, Zur Biologie und Psychologie von *Formica rufa* und anderen Ameisen (Schluss). — **Nusbaum** und **Oxner**, Über Enzystierung regenerierender Nemertinen. — Ehrlich, Beiträge zur experimentellen Pathologie und Chemotherapie. — Uhlenhut und Weidanz, Praktische Anleitung zur Ausführung des biologischen Eiweifsdifferenzierungsverfahrens, mit besonderer Berücksichtigung der forensischen Blut- und Fleischuntersuchung, sowie der Gewinnung präzipitierender Sera.

Zur Biologie und Psychologie von Formica rufa und anderen Ameisen.

Von **Rudolf Brun**, Zürich.

(Schluss.)

Ganz stutzig werden wir aber in Hinsicht auf die „Mischgeruchstheorie“[3]), wie ich diese Deutungsweise kurz bezeichnen möchte, wenn wir die Kontrollexperimente meines Bruders in Diskussion ziehen: Im ersten Falle sofortige Allianz nach nur ganz kurzer Mischungszeit und nach etwa $^1/_4$ Stunde in den Fällen 2 und 4, wo überhaupt keine Mischung stattgefunden hatte! Die Dinge liegen also wesentlich komplizierter. Es ist ja auch von vornherein gar nicht einzusehen, weshalb die Plastizität eines Ameisengehirns mit der allmählichen Gewöhnung an neue Geruchsengramme erschöpft sein sollte, — abgesehen davon, dass auch bei den Mischungs-

3) Natürlich wäre auch der Begriff des „Mischgeruches“ im psycho-physiologischen Sinne und nicht etwa im Sinne der Bethe'schen Reflextheorie, das wäre: chemo-physiologisch zu fassen! Denn mit der Annahme, der Mischgeruch stelle gleichsam ein chemisches Amalgam dar, dessen Komponenten sich reizphysiologisch nicht mehr herausdifferenzieren lassen, steht das Verhalten der Tiere im ersten Versuch in unlösbarem Widerspruch, — ganz abgesehen davon, dass ja „Reflexe“ starr sind und also durch einen neuen Reiz (was ein physiologisch einfacher Mischgeruch wäre) — niemals der alte „Freundschaftsreflex“ auslösbar wäre!

experimenten zum Teil wohl ganz anderen Faktoren als der dabei stattfindenden innigen Mischung der Nestgerüche die Hauptrolle beim Zustandekommen der Allianz zufallen dürfte. Das wissen alle, die solche Experimente gemacht haben: Die enorme Verwirrung der Tiere, das tolle Durcheinander von Freund und Feind, die Zwangslage — und nicht zuletzt gemeinsame Ziele und gemeinsame Gefahr, das sind die Mächte, welche zunächst die Instinktmechanismen der Ameisen überrumpeln und den Sieg über sie davontragen. Wohl mag dann in der Folge die allmähliche Bildung eines neuen, reizphysiologisch einheitlich wirkenden Mischgeruches die unter dem Drucke der Not entstandene Allianz festigen und dauerhaft gestalten[4]), — für sich allein aber vermag sie das niemals, denn wenn man Ameisen von allzu verschiedener Körperstruktur und biologischen Zielen, z. B. aus verschiedenen Unterfamilien, auch noch so lange zusammensperrt, so verbinden sie sich doch niemals.

Dass aber auch ohne solche „Instinktüberrumplung" unter bestimmten Umständen Allianzen vorkommen können, beweisen eben die vorstehenden Experimente, die wir daher einer kurzen Analyse unterziehen wollen.

In meinem zweiten Falle waren die Neuankommenden erstens sehr zahlreich. Das ließ einen Kampf mit ihnen nicht ohne weiteres zu, um so mehr, als die Bewohner meines Mischnestes zweitens infolge ihrer Weisellosigkeit doch wesentlich an Courage verloren haben mussten. Drittens hatten aber die Neuen auch massenhaft Brut bei sich; auf Schritt und Tritt stießen die „Alten" bei der Rekognoszierung auf Larven und Puppen; dadurch wurde der „Brutinstinkt" geweckt und die Aufmerksamkeit der Tiere vom „Kampfinstinkt" auf ihn abgelenkt (wozu auch wieder die Weisellosigkeit beigetragen haben mag). Dazu kam endlich, dass viertens die Neuen einer Menge von Nestbewohnern befreundet waren und ihr Geruch den übrigen wenigstens in einer Komponente des „Mischgeruchs" bekannt war. Alle diese günstigen Faktoren wirkten hier zusammen, um überhaupt keine feindliche Reaktion aufkommen zu lassen.

Im ersten Falle meines Bruders war zunächst jedenfalls der Schreckstupor und die durch ihn erzeugte sekundäre, psychogene Orientierungs- oder besser: Auffassungsstörung[5]), einem Kampfe hinderlich. Dann aber, nach Überwindung desselben, kam den Tieren zunächst das Unangenehme ihrer Lage zum Bewusstsein:

4) Es dauert doch sicher länger als $^1/_4$ Stunde, wahrscheinlich mehrere Tage, bis sich ein neuer, physiologisch einheitlicher „Mischnestgeruch" gebildet hat, auf den die Ameisen nunmehr mittelst eines sekundären Automatismus eingestellt sind! Aber auch dann bleibt natürlich das Engramm des alten Heimatnestgeruches noch längere Zeit haften.

5) Absperrung der Apperzeption durch den Angsteffekt.

Überall stießen sie auf unsympathische Gerüche, sie fanden ihr Nest nicht, konnten sich in der neuen Gegend nicht zurechtfinden u. s. w. Unter so misslichen Umständen wirkte die Gegenwart der Königinnen infolge des Kontrastes[6]) direkt als angenehmer Reiz, der stark genug war, die instinktive Abneigung gegen den fremden Geruch dauernd niederzukämpfen. Hätte man dieselben Weibchen neben das wohlorganisierte Nest der fremden *pratensis* gesetzt, so wären sie ohne Zweifel angegriffen und vielleicht getötet worden.

Das Gemeinsame der drei folgenden Versuche ist, dass dabei nicht nur keine Mischung der Parteien vorgenommen wurde, sondern dass sogar die eine derselben unter völlig normalen Verhältnissen (Vgl. auch II, die Beobachtung auf S. 539 dieser Arbeit!) stand und dass die Fremden in relativ kleiner Zahl waren. Diese Versuchsanordnung stellt also an die plastischen Fähigkeiten der Ameisenpsyche noch höhere Anforderungen als diejenige Forel's, der Allianz zwischen zwei verschiedenen *rufa*-Staaten beobachtete, nachdem er große Partien ihrer Nester an fremdem Orte nebeneinandergesetzt hatte[7]). Im zweiten Falle waren die „Neuen" zwar in geringer Zahl, hatten aber sehr viel Brut bei sich. Das genügte also, um einen nur sehr lauen Kampf aufkommen zu lassen, der schon nach $^1/_4$ Stunde gänzlich abflaute! Im dritten Falle war dagegen das negative Resultat vorauszusehen, da hier das kleine Häuflein der Fremden keinerlei „Mitgift" (sit venia verbo!) zubrachte, welche die Kampfeswut der Nestbewohner von ihnen auf den Brutinstinkt hätte ablenken können. Um so verblüffender ist der Ausfall des vierten Versuches, denn dass in diesem Falle die Geflügelten als „Brut" wirkten, ist nach allem, was man über die Behandlung solcher durch fremde Arbeiter weiß, mehr als unwahrscheinlich. Allerdings war diesmal die Zahl der Neuankommenden eine größere; das könnte den Vergleich befördert haben; auch hatte ja immerhin das Kampfstadium etwas länger gedauert. —

Zusammenfassung: Die künstlichen und noch mehr die natürlichen Allianzen bei *F. rufa* sind Erscheinungen komplizierter psychisch-plastischer Tätigkeit, wobei, bald für sich allein, bald kombiniert, teils „Überrumplung" der normalen Instinkte durch übermächtige neue Engramme, teils Überwiegen eines Instinktes über andere, teils psychische Kontrastwirkungen, endlich sogar, in vielen Fällen, rapide kombinierte Assoziationen neuer Engramme untereinander und mit mnestischen Elementen (vgl. S. 534) eine Rolle spielen.

---

6) Vgl. Forel, „Das Sinnesleben der Insekten" 1910, p. 304 über „Kontrastwirkung".

7) Forel: „Die Ameise", M. Harden's „Zukunft", 2. April 1898.

Dasselbe dürfte in noch höherem Grade der Fall sein bei verwandten Arten, deren psychoplastische Fähigkeiten diejenigen von *F. rufa* noch übertreffen, z. B. bei *F. sanguinea.*

Ich kehre zur Geschichte unserer Mischkolonie zurück.

Vom 28.—30. Mai erhoben sich zahlreiche Männchen zum Hochzeitsfluge, unter ihnen nur ein einziges geflügeltes Weibchen. Auch bei wiederholtem Aufstochern des Nestes konnte ich nie ein Weibchen entdecken. Die Kolonie gedieh kräftig während des ganzen Sommers, nur wurde sie häufig von Vögeln heimgesucht, die nicht unbeträchtlich unter den Arbeitern und Puppen aufräumten. —

Im Frühjahr 1908 machte der Staat einen stark reduzierten Eindruck: Nur während der warmen Tage gegen Ende des Monats März schwärmten kleine Trupps von Arbeitern aus, um dann in der Folge ein sehr zurückgezogenes Dasein zu fristen. Die Bautätigkeit war gering, die aufgeführte Nestkuppel äußerst dürftig, das Benehmen der Tiere scheu und feige: Dem hingehaltenen Finger wichen die meisten aus, selbst in nächster Nähe des Nestes. Bei wiederholtem tiefem Aufgraben des Nestes kamen stets nur Arbeiter zum Vorschein, größtenteils *rufa*, doch waren immerhin auch noch zahlreiche *pratensis* darunter. Alles wies darauf hin, dass die Kolonie weisellos und daher auf dem Aussterbeetat war.

1. Adoptionsexperiment.

Da fand ich Anfang April auf der „Rehalp" bei Zürich auf der Straße ein umherschweifendes, flügelloses *rufa*-Weibchen. Da aus neueren, von Forel[8]) publizierten Beobachtungen Miss Fielde's hervorgeht, dass solche flügellose Weibchen (normale Entwickelung vorausgesetzt) in der Regel befruchtet sind, beschloss ich, einen Adoptionsversuch zu machen: Ich sperrte das Weibchen in einen kleinen, mittelst ausgehöhlten Flaschenkorks und Gitter aus Insektennadeln improvisierten Käfig, den ich nun mitten auf das Nest legte. Große Aufregung! Der „Weiselkäfig" wurde von einer Meute anscheinend wütender Ameisen umschwärmt und belagert, das Weibchen an Fühlern und Beinen gepackt, wenn es sich zu nahe ans Gitter heranwagte. Am Abend schien es schon sehr gelitten zu haben, wankte kraftlos im Käfig umher und am folgenden Mittag fand ich es tot. Herausgenommen, wurde es von den Arbeitern eifrig beleckt. Äußere Verletzungen wies es nicht auf. Nicht allein deshalb, sondern namentlich auch auf Grund der folgenden Erfahrungen kann ich nicht recht daran glauben, dass das Weibchen von den Arbeitern, trotz dem Käfig, umgebracht worden sei. Sein Tod kann durch zufällige, schon vorher erworbene Verletzungen

---

8) Forel: Recherches biologiques récentes de Miss Adèle Fielde, Bull. Soc. Vaud. Sc. nat. 1903, 4° S., Vol. 39, Nr. 146.

innerer Art bedingt gewesen sein. Endlich bliebe die Möglichkeit, dass es gar nicht befruchtet war. Es wäre von Interesse, das Experiment zu wiederholen, — event. auch bei anderen Arten.

2. Adoptionsexperiment.

Mitte April fand mein Bruder in einem mächtigen *rufa*-Neste A 3 flügellose Weibchen. Tags darauf hatte er das Glück, in einem zweiten, von A weit entfernten Neste B etwa 15 ungeflügelte Weibchen in einer Kammer beisammen zu finden. Sie wurden nebst einigen Arbeitern in dasselbe Glas zu den A einquartiert. Am folgenden Tage wurden sämtliche Weibchen gleichzeitig unserer Gartenkolonie ausgeliefert, so zwar, dass die eine Hälfte direkt aufs Nest, die andere an dessen Fuß geschüttet wurde. Das Wetter war warm und sonnig. Resultat: Die Ameisen brachen in dichtem Schwall hervor und stürzten sich zunächst auf die am Fuße des Nestes sitzenden Weibchen, während sie die anderen, mitten im Gewühl, zuerst gar nicht zu bemerken schienen. Die angegriffenen Weibchen versuchten wohl zu fliehen, die meisten wurden aber sofort festgenagelt und in der gewöhnlichen Weise nach allen Seiten gezerrt. Mittlerweile hatten sich ihre Schwestern oben auf dem Neste geschickt in Positur gesetzt: In kleine Fugen und Nischen der Oberfläche zusammengeduckt, das Abdomen unter den Thorax gekrümmt, Fühler und Beine tunlichst an den Leib gezogen, saßen sie da und boten wirklich geringe Angriffspunkte; nur die Mandibeln waren drohend geöffnet. Die Ameisen umkreisten sie von allen Seiten und suchten anzupacken, was die Weibchen durch äußerst gewandte Drehungen und Wendungen zu verhindern wussten. So ging das Spiel eine geraume Zeit; schließlich beschränkten sich die Angreifer auf lebhaftes „Parlamentieren“ mit den Fühlern und nach etwa einer Stunde, während der die umstellten Weibchen ihren Platz kaum geändert hatten, wurden einige bereits freundschaftlich beleckt und konnten frei auf dem Neste umherspazieren, gefolgt und umdrängt von einer stets wachsenden Zahl von Trabanten! Von den unten Fixierten dagegen wurden einige in der bekannten Weise mutiliert, andere, denen es gelungen war, sich frei zu machen, waren in der angrenzenden Wiese verschwunden. Am nächsten Tage bemerkte ich einen auffallenden Zug nach jener Wiese, sogar Träger gingen nach ihr ab. Ich verfolgte ihren Weg und fand an verschiedenen Stellen, stets in der Umgebung von Erdspalten und Löchern, große Ansammlungen von Arbeitern, von denen beständig welche ein- und ausschlüpften, zum Teil mit „Rekruten“ beladen. Am dritten Tage sah ich aus einem dieser Zweignester ein Weibchen herauskommen, von großem Gefolge umgeben, und langsam dem Hauptneste zuwandern! Diese Filialen, deren jede einem dorthin geflüchteten Weibchen ihren Ursprung verdankte, wurden dann im Laufe der nächsten Woche sukzessive eingezogen.

Andererseits wurden noch im Laufe von 8 Tagen vereinzelte Weibchen tot aus dem Neste getragen. Ich beobachtete allerdings nur drei solche „Leichenzüge", — möglicherweise war aber die Zahl der getöteten Weibchen eine größere. — Die wenigen fremden Arbeiter waren alle schon dem ersten Angriffe zum Opfer gefallen.

3. Adoptionsexperiment.

8 Tage später wurden in dem erwähnten Kemptthaler Neste B weitere sieben Weibchen gefunden und auf unserem Gartenneste ausgesetzt (eines von ihnen hatte schon im Glase zahlreiche Eier gelegt). Sämtliche sieben Weibchen wurden sofort ohne jeden Kampf angenommen, die Eier versorgt!

Diese Adoptionsexperimente bestätigen, wie man sieht, durchaus die Resultate Wasmann's[9]), demzufolge Königinnen von weisellosen *rufa*-Kolonien sehr leicht adoptiert werden[10]). Interessant ist in meinen Fällen immerhin, dass hier die Weibchen gleich so en gros akzeptiert wurden[11]). Die Promptheit, mit der jener Nachschub von sieben Weibchen aufgenommen wurde, ist vielleicht auf Mitwirkung mnestischer Faktoren vom vorhergegangenen Versuche zurückzuführen; auch damals entstammte ja die Mehrzahl der Weibchen dem Neste B. (Möglich, dass unter den wenigen Toten gerade die Weibchen des Nestes A waren? Leider hatte ich es versäumt, die Tiere zu zeichnen.) —

Auch beim folgenden Experiment dürfte das positive Resultat durch Erinnerungsspuren an den Nestgeruch B, der an den adoptierten Königinnen haftete, in etwas bedingt gewesen sein, doch ist auch hier wieder hauptsächlich an all das zu denken, was ich im vorstehenden psychologischen Exkurse auseinandergesetzt habe.

Anfang Juni, also fast $1^1/_2$ Monate nach jenen Adoptionsexperimenten, holte mein Bruder aus dem Kemptthaler Neste B einen Sack voll Arbeiter mit großen Mengen von Brut. Diesmal wurde aber der Inhalt nicht einfach beim Gartennest ausgeschüttet, sondern ein Teil desselben zu den neuen B in den Sack gesteckt und dieser eine Nacht geschlossen liegen gelassen: erst am folgenden Morgen wurde dann das Ganze neben dem Neste ausgeleert. Das Experiment, das wir in der Absicht unternommen hatten, den stark zusammengeschmolzenen Arbeiterbestand unserer Kolonie zu ergänzen, gelang vollkommen: Nur anfänglich gab es einige kaum ernst zu nehmende Sticheleien, die in der Hauptsache von den im Nest zurückgebliebenen „Alten" ausgingen. Das Staats-

9) Wasmann: „Ursprung und Entwickelung der Sklaverei bei den Ameisen," Biol. Centralbl. 1905, Bd. XXV, Heft 7, p. 198.

10) Anmerkung bei der Korrektur: Inzwischen habe ich noch eine Reihe von Adoptionsversuchen in künstlichen Nestern gemacht, die gleichfalls ohne Ausnahme positiv ausfielen und deren Publikation ich mir vorbehalte.

11) Den sicheren Beweis dafür werde ich weiter unten erbringen.

wesen nahm denn auch in der Folge einen neuen, blühenden Aufschwung. Kleinere Nachschübe, die wir noch wiederholt aus Nest B hinzufügten, wurden ohne weiteres aufgenommen.

Im Juli fand mein Bruder in einem stark bevölkerten Neste von *F. rufa* i. sp., das ich C nennen will, einige ungeflügelte Weibchen. Sie wurden nebst einigen zwanzig Arbeitern in einem Glase untergebracht, wo sie gleich eine Menge Eier legten. 3 Tage später wurde aus dem beim zweiten Adoptionsversuch erwähnten Neste A ein Sack bis über die Hälfte, dann aus Nest C bis zum Rande gefüllt, das Ganze mittelst Tannenzweigen gründlich durcheinander gemischt; zuletzt jene Weibchen aus Nest C obenauf geschüttet und nun der geschlossene Sack eine Nacht ruhig liegen gelassen. Tags darauf wurde sein Inhalt neben dem Gartenneste sukzessive in der Weise entleert, dass sich die Ameisen auf eine Bodenfläche von etwa 4 m² verteilten.

Resultat: Die Ameisen der Mischkolonie besetzten sofort in dichten Haufen die Nestoberfläche und zogen im Verlaufe einer Viertelstunde ihre sämtlichen Verkehrskolonnen nahezu ein; alles eilte so schnell wie möglich zur Verteidigung des Nestes heimwärts. Nun wurde eine dicht geschlossene Front gegen das fremde Heer gebildet; ein Angriff erfolgte jedoch nicht, sondern die Verteidiger beschränkten sich darauf, einzelne der Fremden, die ihnen zu nahe kamen, zu überfallen und zu töten. Aber keineswegs alle!, sondern merkwürdigerweise konnte eine ganze Anzahl Fremder mitten durch die Phalanx der Verteidiger hindurch bis auf die Nestkuppel gelangen, ohne mehr zu riskieren als beständige, misstrauische Untersuchung, die jedesmal den Erfolg hatte, dass ihnen Freipass erteilt wurde! Ich setzte nun zwei Weibchen der Neuen aufs Nest: Sie wurden wütend angegriffen! Die Fremden ihrerseits zeigten gleichfalls wenig Neigung zum Angriff, sondern sammelten sich allmählich jenseits des Kiesweges im Wurzelwerke einer Gruppe alter Haselsträucher, wo sie sich provisorisch ansiedelten. Die Bevölkerung der Gartenkolonie nahm schon am nächsten Tage ihre gewohnte Beschäftigung wieder auf und schien sich um die nahe Gegenwart des fremden Invasionsvolkes gar nicht mehr zu kümmern. Da aber eine ihrer Straßen nur $1^1/_2$ m entfernt von der Ansiedlung der Fremden, in der Wiese, vorbeiführte, kam es häufig zu kleinen Scharmützeln, in denen die „Neuen" regelmäßig den Kürzeren zogen: diese beständigen Reibereien veranlassten sie schließlich, weiter weg, an den Fuß einer mächtigen Tanne zu ziehen. Dort waren sie auch ihren Weideplätzen näher. Andererseits bestand jener eigentümliche Zwischenverkehr unter den beiden Parteien, den ich gleich zu Anfang schon beobachtet hatte, auch in der Folge fort: Es gab immer einzelne Individuen, die vom Lagerplatz der Neuen geradenwegs, ohne jedes Besinnen, ins alte

Nest wanderten, wobei sie weder unterwegs noch bei ihrer Ankunft Anfeindungen erfuhren. Auch in umgekehrter Richtung waren beständig einzelne unterwegs. Nie sah ich dagegen einander tragende Individuen.

Auch am neuen Ort blieben die Eingewanderten nur kurze Zeit, indem sie schließlich ein epheuüberschattetes Felsloch zwischen den Steinen einer kleinen Grotte vorzogen. Dort führten sie einen kleinen Oberbau auf und lebten von nun an sehr zurückgezogen. Aber auch jetzt noch waren vereinzelte Überläufer zum alten Gartenneste zu beobachten! — Die Bewohner des alten Nestes dagegen blieben munter bis tief in den Herbst hinein und breiteten ihr Machtgebiet allmählich über einen großen Teil des Gartens aus. Ihren Wohnsitz hatte ich inzwischen durch eine Art Pavillon aus Drahtgeflecht vor den Nachstellungen der Vögel geschützt.

Im Frühling 1909 war von den „Neuen", die in jenem Felsloche anscheinend überwintert hatten, nichts mehr zu entdecken: Nur ein einziger Arbeiter kam bei ganz eingehender Durchmusterung zum Vorschein[12]). Und das zu einer Zeit, wo die alte Kolonie bereits eine große Machtentfaltung zeigte, ganz im Gegensatze zu ihrem Verhalten im vergangenen Frühjahr: Waren sie damals wenig unternehmend und feige, so rückten sie jetzt allmorgentlich in starken Trupps aus, jagten Insekten, kultivierten Tannenläuse und griffen bei jeder Störung wütend an; auf dem Nest entfalteten sie rege Bautätigkeit. Mit einem Worte, sie machten den Eindruck selbstbewusster Bürger eines aufstrebenden, mit Stammüttern wohl versehenen Staates. Die weiteren Ereignisse der Saison rechtfertigten diesen Eindruck:

Schon Anfang Mai fand ich im Neste zahlreiche Eierpakete und junge Larven vor und Ende Juni waren große Holzkammern dicht vollgepfropft mit Arbeiterpuppen, deren Zahl ich auf einige Tausend schätzte. Dieser kostbare Besitz sollte bald das Verderben der Kolonie werden!

Expedition von *F. sanguinea* gegen die Kolonie.

Der sichtbare Beweis der Gegenwart zahlreicher Königinnen im Neste ward mir nämlich anlässlich einer schweren Katastrophe, die gegen Ende Juli über den Staat hereinbrach: Die Eroberung und Plünderung des Nestes durch *F. sanguinea*. (Im Juni hatte ich eine sehr volkreiche [aus zwei Nestern gemischte] *sanguinea*-Kolonie mit zwei Königinnen und zahlreicher Brut, dagegen relativ wenig *fusca*-Sklaven in den Garten verpflanzt [30 m von den *rufa*

12) Ich vermute, dass die Tiere während des Winters von Feldmäusen gefressen wurden. Oder hatten sie sich schließlich mit dem alten Nest vereinigt? Beobachtet habe ich einen Umzug nicht.

entfernt]). Ich muss es mir leider versagen, diese an sich hochinteressante Expedition hier mit allen Einzelheiten zu schildern; doch steht ja der Fall, dass *sanguinea* in Ermangelung von Kolonien ihrer normalen Sklavenameise, der *F. fusca*, ihren Sklavenbedarf bei andern Arten deckt, keineswegs vereinzelt da. Forel[13]) hat schon 1874 die Plünderung eines *pratensis*-Nestes durch *sanguinea* geschildert; es gelang ihm auch (mit vielen andern) experimentell, im künstlichen Apparat ein Menge Arbeiter *rufa*, *exsecta*, *pressilabris*, ja sogar *Polyergus rufescens*, durch seine *sanguinea* aus den Puppen erziehen lassen[14]). Ich erinnere ferner an den hochinteressanten Fall Wasmann's[15]), wo eine normale Kolonie *sanguinea-fusca* erst zur sekundären, dreifach gemischten Raubkolonie *sanguinea-fusca-pratensis* und schließlich zur einfachen *pratensis*-Kolonie wurde, nachdem die ursprüngliche *sanguinea*-Königin gestorben war und die *pratensis*-Sklaven nun ihre eigene Königin aus ihrem alten Stammneste geholt hatten. All das zeigt zur Genüge, in wie wenig einseitiger Weise der Sklavereiinstinkt bei der blutroten Raubameise bezüglich des Objektes fixiert ist.

Genug, am 22. Juli, einem sehr warmen Tage, wagten die *sanguinea* den Angriff auf unsere doch immerhin recht volkreiche und streitbare *rufa*-Kolonie und nach $2^1/_2$stündigem, heißem Kampfe, den sie mit der gewöhnlichen ungestümen Frechheit durchführten, waren sie Herren der Situation:

Nachdem plötzlich einige Hundert *sanguinea* sich tollkühn mitten unter den wimmelnden Heerbann der *rufa* gestürzt und die eine Hälfte des Nestes von ihnen gesäubert hatten, brach die Panik unter den Verteidigern aus und es erfolgte das Signal zur allgemeinen Flucht: In dunklem Schwalle quollen sämtliche Bewohner aus den Tiefen des Nestes hervor, unter ihnen etwa zwanzig Königinnen, deren rundliches Abdomen in der Sonne glänzte! Noch einige Sekunden regellosen Durcheinanderrennens, währenddessen die *sanguinea*, ohne sich weiter um die Feinde zu kümmern, in alle Pforten des Nestes eindrangen, dann erfolgte wilde Flucht nach allen Seiten; auch die Holzpfosten des Drahtpavillons waren dicht mit Flüchtlingen besetzt, die dort volle 2 Tage kampierten und erst im Laufe des dritten allmählich herabzusteigen wagten, um den Anschluss an die in die Wiesen geflohenen Gefährten zu erreichen. Diese hatten sich allmählich mit ihren Weibchen in der östlichen Wiese gesammelt und begannen dort, nur 4 m vom alten

13) Fourmis de la Suisse, 1874, p. 281.

14) Forel, Ibid., p. 324.

15) Wasmann, Über Ursprung und Entwickelung der Sklaverei bei den Ameisen. Biol. Centralbl. 1905, Bd. XXV, p. 258ff. Daselbst auch weitere Fälle natürlicher Mischkolonien *F. sanguinea-rufa*.

Wohnsitz, ein neues Nest zu bauen; sie hatten nur ganz wenige Puppen retten können.

Mittlerweile hatten die *sanguinea* den größten Teil ihres Raubes in ihr Nest geschafft, indessen blieb eine kleine „Garnison" im eroberten Neste mit dem Reste der Puppen zurück und wurde erst im Verlaufe der nächsten 4 Wochen mitsamt den unterdessen ausgeschlüpften *rufa*-Arbeitern evakuiert.

Am vierten Tage nach Eroberung des Nestes gab ich einige der in demselben zurückgehaltenen Puppen ihren rechtmäßigen Besitzern wieder zurück. Sie wurden anfänglich unbeachtet liegen gelassen und dann schließlich nur zögernd, im Laufe zweier Tage, eingeholt. Tags darauf wurden jedoch etliche wieder hinausgetragen und in aller Form „deportiert"; sie enthielten, wie ich mich überzeugte, lebende, fast fertig entwickelte Arbeiter. Die inmitten der *sanguinea* (im eroberten Nest) ausgeschlüpften *rufa*-Arbeiter wurden von der Besatzung der „Garnison" völlig indifferent behandelt. Als ich jedoch einige neben das Stammnest der *sanguinea* setzte, wurden sie von verschiedenen Arbeitern herumgezerrt und misshandelt, schließlich aber von einer ergriffen und ins Nest getragen. Nun setzte ich mehrere dieser jungen *rufa* auf das neue Nest ihrer ehemaligen Erzieher: Sie wurden alle sofort exekutiert.

Am 30. Juli holte ich aus einem großen *rufa*-Neste V im Zollikoner Walde einige Hundert Ameisen mit etwa 2000 Arbeiterpuppen und leerte sie $^1/_2$ m vor dem neuen Neste der geplünderten *rufa* aus. Diese eilten sogleich herbei und machten sich mit Gier hinter die Puppen her; nirgends gab es Kampf, nur lebhaftes „Fühlerparlamentieren". Nach 2 Stunden war die Brut samt ihren Begleitern im Neste untergebracht, das die neue Fülle kaum fassen konnte und daher bedeutend erweitert werden musste. Nun wurde auch sofort eine Nestkuppel gebaut, die bis dahin, weil unnötig, nicht errichtet worden war.

Am 1. August beobachtete ich, dass aus einer Erdspalte in der Nähe wiederholt große Eierpakete ins Nest hinübergeschafft wurden; nach einiger Zeit kam aus der Spalte eine Königin hervor und begab sich ebenfalls ins neue Heim.

Am 7. August entnahm ich demselben Neste V wieder Arbeiter und Puppen in ungefähr gleichen Mengen wie das erstemal. Auch dieser Nachschub wurde von den Einwohnern des Gartennestes sofort ohne irgendwelche Reibereien und selbst ohne jenes Misstrauen, das immerhin beim ersten Versuche noch zu bemerken war, aufgenommen. Tags darauf vergrößerte sich die Nestkuppel auf das Doppelte des früheren Umfanges!

Nach den früheren Untersuchungen kann das positive Resultat dieser beiden Experimente nicht wundernehmen, namentlich wenn man an die „psychische Kontrastwirkung" denkt, die eine solche

Menge neuer Puppen auf die kurz vorher so gründlich ausgeplünderten Tiere hervorbringen musste.

Die Kolonie gewann nun allmählich ihre alte Initiative wieder: die Bewohner gingen auf die Jagd, besuchten ihre Blattläuse wieder und eroberten sogar im nahen Tannenwäldchen einen von *L. fuliginosus* frequentierten Baum. Nur ihr ehemaliges Nest mieden sie streng, auch nachdem es längst von den *sanguinea* geräumt worden war.

Frühjahr 1910. Die *rufa* erschienen am 12. März in der Nähe ihres neuen Nestplatzes, den sie nach ihrer Vertreibung durch die *sanguinea* bezogen hatten: Ihre Zahl war aber sehr gering, auch führten sie dementsprechend in der Folge ein sehr zurückgezogenes Dasein, verhielten sich aber immerhin bei Störungen agressiv. Am 22. März fand ich unter einem Stückchen Baumrinde auf dem Neste ein Eierpaket vor; Weibchen waren nicht sichtbar. Gegenwärtig ist noch keine Nestkuppel aufgeführt; die Tiere leben still unter dem Gras, bei Störung erscheinen ihrer immerhin an die Hundert.

II.

Spontane Allianz zwischen zwei starken *rufa*-Staaten anlässlich eines gemeinsamen Kampfes mit *Lasius fuliginosus*.

In einer Waldlichtung oberhalb Kemptthal existiert in weitem Umkreise keine andere Ameisenart als *L. fuliginosus*, die dort einen Großstaat mit zahlreichen Einzelnestern bilden. Etwa 60 m vom Zentrum dieses Reiches gibt es jedoch ein ziemlich starkes Nest von *F. rufa*, die dort im Unterholze ihr Wesen treiben und eine ihrer Heerstraßen bis an die Grenze des *fuliginosus*-Gebietes senden, wo sie sich verliert.

Ende Mai 1909 füllte mein Bruder drei große Säcke mit Ameisen verschiedener, voneinander unabhängiger *rufa*-Kolonien samt großen Mengen Brut (Eier und Larven) und einigen Königinnen. Nach etwa $^1/_4$ Stunde leerte er die Säcke mitten im Gebiete der *fuliginosus* aus, gerade auf eines ihrer (unterirdischen) Nester. Die *rufa* blieben unter sich vollkommen einträchtig, organisierten sich sehr bald und fingen an, die Ausgänge mehrerer *fuliginosus*-Nester (im Umkreise von etwa 10 m) zu belagern. Gleichzeitig brachten andere die Larven in Sicherheit und begannen sich unter einem Aste provisorisch einzurichten. Schon wenige Minuten nach dem Erscheinen der *rufa* waren in weitem Umkreise die sämtlichen Verkehrswege der *fuliginosus* wie auf Zauberschlag verödet, die Tiere wie in der Versenkung verschwunden. Auch aus ihren Nestern kamen sie nicht hervor. Nach etwa 1 Stunde jedoch tauchten plötzlich inmitten des *rufa*-Heeres die *fuliginosus* in wahren Legionen auf, zum Teil aus winzigen, kaum auffälligen Erdspalten, so dass binnen kurzem der ganze Boden schwarz von ihnen erschien. Die *rufa* kämpften verzweifelt; da ihnen aber der Geruch der Gegner

ganz unerträglich zu sein schien, waren sie völlig machtlos und wurden sehr bald gegen den Waldsaum in der Richtung des vorerwähnten *rufa*-Nestes abgedrängt, verfolgt von immer neu erscheinenden *fuliginosus*-Massen. Sie organisierten nun einen wunderbar geordneten Rückzug, wobei sie allerdings einen großen Teil ihrer Brut zurücklassen mussten. Immer kämpfend und gut konzentriert wanderten sie mit bedeutender Schnelligkeit und ohne jedes Zögern genau in der Richtung der genannten *rufa*-Kolonie, als ob sie es darauf abgesehen hätten, und kamen so nach etwa $^3/_4$ Stunden mitten in deren Heerstraße hinein.

Diese, die Bewohner des *rufa*-Nestes, schienen schon kurz nach Beginn des Experimentes auf die Vorgänge aufmerksam geworden zu sein, wenigstens hatten sie bis zur Ankunft der Vorhut der geschlagenen Armee ihre Vorposten bereits bedeutend verstärkt. Jetzt aber, kaum einige Minuten nach dem ersten Zusammenstoß mit dieser, verließen enorme Mengen von Ameisen das Nest und eilten in größter Hast dem Kampfplatze zu, auf dem mittlerweile auch die *fuliginosus* erschienen waren, ohne dass man eigentlich begriff, woher, denn ihre Zahl wurde bald wieder eine viel größere, als den ursprünglichen Verfolgern entsprochen hatte. Nun herrschte während einiger Minuten große Verwirrung; überall sah man ängstliches „Fühlerparlamentieren" unter den *rufa*, nirgends Feindseligkeiten! Aber nur wenige Minuten! Dann vereinigten sich die beiden Heere zu gemeinsamem Kampfe gegen die *fuliginosus*, die nun in enormer Zahl getötet und sehr bald zum Rückzug in ihr Gebiet gezwungen wurden. Das Ende war, dass noch am gleichen Abend die gesamte fremde Armee „mit Sack und Pack" ins Nest der neuen Verbündeten überzusiedeln begann: Es kam zu einem großartigen, 3 Tage währenden Umzug, wobei die Neuen größtenteils von den Nestbesitzern getragen wurden.

Diese prachtvolle Beobachtung bedarf wohl keiner näheren Erläuterung; die Tatsachen sprechen in ihrer eindeutigen Klarheit für sich selbst.

III.

Zur Koloniegründung bei *F. rufa* und *pratensis*.

1. Spontane Spaltung eines Nestes in zwei später feindliche Kolonien. — 2. Zwei natürliche Mischkolonien *F. rufa-glebaria* und eine solche *F. pratensisglebaria*. — 3. Eine natürliche Mischkolonie *F. rufa-fusca* i. sp.[16]).

Im folgenden teile ich in Kürze einige Beobachtungen meines Bruders, Herrn Edgar Brun, mit, die sich auf die Verhältnisse der Koloniegründung bei der Artgruppe *F. rufa* beziehen. Wir sind zwar, namentlich dank den schönen Entdeckungen von

16) Der Fall wurde von mir ganz kürzlich, während der Drucklegung der Arbeit, beobachtet.

Wheeler[17]) und Wasmann[18]) über die verschiedenen Modi der Artausbreitung der meisten *Formica*-Arten nunmehr orientiert, da aber gerade bei *F. rufa* und *pratensis* die einschlägige Kasuistik bisher noch eine recht kleine ist[19]), so dürfte jeder Beitrag in dieser Richtung immer noch willkommen sein. Ich kann nichts Besseres tun, als die Angaben meines Bruders, der ein vorzüglicher Beobachter ist, wörtlich zu zitieren: Er schrieb mir am 23. April 1908 über *F. rufa*[20]):

. . . „Bemerkenswert ist, dass kaum je kleine, eben im Entstehen begriffene Kolonien zu entdecken sind. Eine Erklärung dafür läge darin, dass bei *rufa* (und anderen *Formica*-Arten) die Koloniegründung zum Teil in ganz anderer Weise geschieht als bei anderen Gattungen (z. B. *Lasius*), nämlich durch Auswanderung einer großen Zahl von Einwohnern eines alten Nestes mit vielen Weibchen zum Zwecke der Neubildung eines Staates. Zur Stütze dieser Theorie kann ich die folgende Beobachtung anführen: Im September 1907 verließen anscheinend sämtliche Bewohner einer gewaltigen *rufa*-Kolonie ihr altes Nest und siedelten sich in relativ großer Entfernung (ca. 60 m) wo anders an. Ich durchwühlte den verlassenen Haufen verschiedene Male, ohne mehr eine einzige Ameise darin zu finden. Ein paar Schritte weiter links waren indessen noch einige Hundert Ameisen, die es vorgezogen hatten, dorthin zu ziehen. — Anfang April 1908 besuchte ich die Stellen wieder und fand zu meinem größten Erstaunen, dass an jener kleinen Stelle links vom alten Haufen, wo anscheinend nur einige Hundert Ameisen überwintert hatten, jetzt Tausende in dichten Massen dem Boden entquollen! Beim Aufstöbern fand ich in relativ geringer Tiefe eine Kammer mit etwa 15 ungeflügelten Weibchen, offenbar Stammüttern, die ich nahm und in unsern

---

17) Wheeler: „A new type of social parasitisme among ants“: Bull. Americ. Mus. Nat. Hist. 1904, 20. — „How the queens of the parasitic and slavemaking ants establish their colonies“: Ibid. V, Okt. 1905. — „On the founding of colonies by queen-ants; . . .“ Ibid. 1906, XXII. — „The polymorphism of ants, . . .“ Ibid. 1907, XXIII.

18) Wasmann: „Ursprung und Entwickelung der Sklaverei bei den Ameisen.“ Biol. Centralbl. 1905, Bd. XXV, Heft 4—9. — „Weitere Beiträge zum sozialen Parasitismus und der Sklaverei bei den Ameisen.“ Ibid. 1909, Bd. XXVIII, Heft 8—13.

19) Die jüngste Arbeit Wasmann's (l. c. 1909) über diesen Gegenstand, in der er zwei von ihm schon 1906 gefundene, natürliche Mischkolonien *F. rufa-fusca* (meines Wissens die ersten Fälle in der Literatur) beschreibt, kam mir erst nach Abschluss dieses Manuskriptes zu Gesichte, so dass ich annehmen musste, mit der Publikation der beiden Fälle meines Bruders die Priorität dieser Entdeckung zu haben. Die Spaltung eines *rufa*-Staates in zwei, später feindliche Kolonien ist dagegen, soviel ich weiß, seit Forel's bekannter Mitteilung (l. c. p. 285) nicht mehr direkt beobachtet worden.

20) Mein Bruder hatte damals keine Kenntnis von den Arbeiten Wasmann's und Wheeler's.

Garten verpflanzte (vgl. 2. Adoptionsexperiment!). Diese Ameisen verhielten sich den im letzten Herbste weggezogenen gegenüber sehr feindselig, so dass da, wo vorher ein Staat war, jetzt zwei sich feindlich gegenüberstehende existieren[21])!"

„Die außergewöhnlich große Anzahl befruchteter Weibchen — ich fand auch im andern Neste noch eine Menge! — lässt auf teilweise Unterdrückung des Hochzeitsfluges der letzten Saison schließen, die also in diesem konkreten Falle den Zweck gehabt hätte, mittelst Nestbefruchtung eines Teiles der jungen Weibchengeneration die Ausbreitung der Rasse zu befördern. Ein Argument dafür, dass bei *F. rufa* diese Art der Koloniegründung tatsächlich häufig vorkommen dürfte, läge auch darin, dass *rufa* immer nur in gewissen, eng begrenzten Bezirken, dann aber stets in zahlreichen Kolonien, zu finden sind; vereinzelte Nester sind eher die Ausnahme, namentlich junge, in Entstehung begriffene."

„Nach langem Suchen entdeckte ich jedoch folgendes: Ich fand zwei junge Kolonien von *F. rufa* und eine solche von *F. pratensis*, die indessen ganz eigentümliche Verhältnisse aufwiesen: Die *rufa*-Nester lagen nicht im Walde, sondern beide in Bauernwiesen nahe dem Waldrande und zeigten im ganzen den Typus der Bauten von *F. glebaria*: Auf kreisrundem Areal eine flache Erdkuppel mit nur ganz spärlich eingeflochtenen vegetabilen Materialien. Dem entsprach auch die Einwohnerschaft: zwischen den etwas größeren und lebhafter gefärbten *rufa* liefen zahlreiche *fusca*, Rasse *glebaria*, herum! Zuerst traute ich kaum meinen Augen; wiederholte Prüfung bewies mir jedoch unzweifelhaft, dass ich es hier in der Tat mit Mischkolonien *rufa-fusca* zu tun hatte. An den *rufa* fiel mir auf, dass fast alle Individuen ungewöhnlich klein waren. An Brut schienen die Tiere nur einige Eierpakete zu besitzen; eine Königin konnte ich leider weder in der einen noch in der andern Kolonie auffinden, trotz eifrigem Suchen."

[Mein Bruder hatte inzwischen die Schicksale der einen Mischkolonie weiter verfolgt (die andere schien eingegangen zu sein, wenigstens konnte er sie im Jahre 1909 nicht mehr finden).

Im Juli 1909 besuchte er jene Wiese wieder und war erstaunt, einen Meter waldwärts von der Stelle, wo sich die Mischkolonie befunden hatte, nunmehr eine reine *rufa*-Kolonie zu finden, zwar noch immer klein, aber relativ stark bevölkert. Die Tiere hatten eine Straße, die sich im Unterholz des Waldsaumes verlor; sie schienen im Umzuge dorthin begriffen zu sein, wenigstens sah man zahlreiche Träger in der Richtung wandern. Die Rasse war bedeutend größer und stärker als im letzten Jahre. Weit und breit

21) Vgl. den analogen Fall Forel's in: Fourmis de la Suisse, p. 285.

existiert kein anderes *rufa*-Nest, dessen Zweigniederlassung diese Kolonie etwa hätte sein können. In der Wiese gibt es dagegen zahlreiche *fusca*-Nester und auch an der Stelle, wo sich damals die Mischkolonie befand, war nun (wieder?) eine reine *fusca*-Kolonie. —]

„In einem dritten Falle fand ich mitten in einer Bauernwiese (15. April 1908) eine junge, immerhin schon erheblich erstarkte *pratensis*-Kolonie, deren Bewohner in geringem Maße mit *fusca* (oder *glebaria*) durchsetzt waren. In derselben Wiese existieren noch zahlreiche reine *fusca*-Nester. Weibchen konnte ich so wenig wie in den beiden andern Fällen auftreiben; das ist aber gerade in jungen Kolonien oft sehr schwierig." —

Eine natürliche Mischkolonie *F. rufopratensis-fusca* i. sp.

In allerjüngster Zeit, am 4. Juni dieses Jahres, hatte ich selbst das Glück, gemeinschaftlich mit meinem jungen Freunde Heini Kutter aus Zürich einen sehr schönen Fall von natürlicher Mischkolonie *F. rufa*, bezw. *rufa-pratensis* mit *fusca* i. sp. zu entdecken: Auf dem Albisgrat bei Zürich fanden wir inmitten einer kleinen Rasenfläche zwei kleine *rufa*-Nester in einer Entfernung von nur $1^1/_2$ m nebeneinander, beide ungefähr von gleicher Größe, mit sehr zierlichen, rundlich-ovalen, stark gewölbten Kuppeln aus relativ feinem vegetabilem Materiale, ca. 15 cm hoch bei 30 cm Durchmesser. Gleich bei oberflächlichem Aufstöbern kam eine *rufa*-Königin zum Vorschein, die von den aufgeregten Arbeitern in ziemlich roher Weise gepackt wird, offenbar in der Absicht, sie wieder ins Innere zu versorgen.

Im andern, südlichen Neste fand sich ein Paket junger Larven, das sorgfältig weggetragen wurde. Im übrigen zunächst nichts Auffälliges, es sei denn die durchschnittliche Kleinheit und Zartheit der Arbeiter, ein Umstand, der den Verdacht in mir aufkommen ließ, es hier vielleicht mit einer Kolonie in den Anfangsstadien zu tun zu haben. Und richtig! Als mein Freund mit den Händen tiefer in den nördlichen Bau eingriff, förderte er eine ganze Menge *fusca*-Arbeiter (*fusca* i. sp.) zutage, meist große, z. T. sogar riesige Exemplare; sie lebten vollkommen einträchtig mitten unter den *rufa*. Sie fanden sich in beiden Nestern vor, jedoch zahlreicher im nördlichen, das die Königin beherbergte. In weitem Umkreis existiert keine zweite *rufa*-Ansiedelung, wohl aber zahlreiche *fusca*-Nester. Da wir keine geeigneten Instrumente bei uns hatten, quartierte ich vorläufig nur einen kleinen Teil der gemischten Gesellschaft in ein *Lubbock*-Nest ein. 14 Tage später wurde das Nest (das südliche war inzwischen verlassen) ziemlich vollständig ausgegraben und die Bewohner mit dem ersten Teile im Apparat vereinigt. Der Grund des Nestes war durch einen alten Maulwurfsgang gebildet, in den die Tiere ihre Zentralkammern eingebaut hatten. Es

zeigte sich, dass eine ziemliche Menge junger Brut (Larven) vorhanden ist; eine zweite *rufa*- oder gar eine *fusca*-Königin war nicht vorhanden.

Im Apparat sitzen die *rufa*-Arbeiter in dichten Klumpen um ihre Königin und um die Brut zusammengedrängt, während die *fusca* in auffallender Weise die Peripherie zu bevorzugen scheinen. Das Fouragieren geschieht unterschiedslos durch beide. Ich schätze die Gesamteinwohnerzahl auf etwa 700—800; das Zahlenverhältnis der *fusca* zu den *rufa* beträgt ungefähr 3—5%. Dieses Missverhältnis der relativen Zahlen (sehr wenig *fusca* bei relativ großer Gesamteinwohnerzahl), sowie auch die bedeutendsten Mengen junger Brut, endlich der Umstand, dass unter den *rufa* doch nicht wenige sehr stattliche Exemplare sind, scheint mir dafür zu sprechen, dass die Königin bereits von der zweiten (oder dritten) Arbeitergeneration umgeben ist, m. a. W. dass ihre Adoption schon vor zwei Jahren erfolgte und dass also die Kolonie unmittelbar vor ihrem Übergang aus dem III. Stadium Wasmanns ins vierte (nach Aussterben der letzten *fusca*) stehen dürfte.

Der Fall von Spaltung eines *rufa*-Staates in zwei feindliche Kolonien ist in mehr als einer Beziehung interessant. Einmal, dass hier die Entfremdung so rasch, schon in der nächsten Saison, eingetreten war. Dann die Gegenwart zahlreicher ungeflügelter Weibchen in beiden Nestern, woraus mein Bruder, wie mir scheint, mit gutem Recht, auf teilweise Unterdrückung des Hochzeitsfluges und stattgehabte „Nestbefruchtung" schließt. Letzterer Vorgang wurde auch von Escherich[22]) durch direkte Beobachtung festgestellt. Es ist wohl zweifellos, dass solche im Neste kopulierenden Paare darin von vornherein zurückgehalten werden und nicht etwa nach dem Fluge dahin zurückgekehrt sind[23]). Im Anschluss hieran möchte ich betonen, dass ich aus eigener Erfahrung die Angaben Wasmann's[24]), dass in größeren Nestern von *rufa* und *pratensis* meist zahlreiche Königinnen zu finden sind, nur bestätigen kann. (Die Weibchen sitzen gewöhnlich alle in einer Kammer, in der Peripherie des Nestes an dessen Basis, beisammen.) Die Polygynie ist also bei *F. rufa* und *pratensis* die Regel. Sie ist eine sekundäre, durch Inzucht[23]) herbeigeführte und hat zweifellos den Zweck, Zweigkolonien des Stammnestes mit Stammüttern zu versorgen. Auch dieser Befund spricht demnach sehr zugunsten der schon 1905 von Wasmann[25]) geäußerten Ansicht, dass bei

22) Escherich: Die Ameise, Braunschweig 1906, p. 58, Anmerkung.

23) Natürlich bleibt für viele Fälle die durch Wasmann gegebene Erklärung, dass Weibchen nach dem Hochzeitsfluge (wobei sie event. von fremden Männchen befruchtet wurden) ihre alte Kolonie wieder finden, zu Recht bestehen. Fälle, wie die Escherich's, lassen sich dagegen ungezwungen nur als Inzucht erklären, bei vollständiger Unterdrückung des Hochzeitsflugs der betreffenden Paare.

24) Wasmann: Biol. Centralbl. 1905, p. 196 u. 199.

25) loc. cit. p. 196.

F. rufa die Koloniegründung durch Spaltung der gewöhnliche Modus sein dürfte[26]). Wie aus vorstehendem Schreiben ersichtlich, kam mein Bruder auf Grund seiner Beobachtung zu ganz ähnlichem Schlusse. Auch sein weiteres Argument, die lokalgeographische Verbreitung der *rufa*-Kolonien betreffend, scheint mir beachtenswert. Der Fall, dass Zweigkolonien sich dem Stammneste völlig entfremden, dürfte wohl, wie das Forel bei seiner oben zitierten Beobachtung schon klar auseinandergesetzt hat, nur dann eintreten, wenn die Wanderung in relativ große Entfernung (so auch im hier mitgeteilten Falle) stattgefunden hatte, und wenn dabei die Interessensphären der beiden Nester weit divergierten, so dass ein Bedürfnis gegenseitigen Verkehrs nicht mehr besteht. In meinem Falle mag auch der Umstand, dass die Trennung gerade im späten Herbste erfolgt war und nun der lange Winter, der jeden Verkehr unmöglich machte, dazwischen kam, sehr viel zur Entfremdung beigetragen haben.

Neben der Kolonienausbreitung durch Spaltung gilt aber auch bei *F. rufa* (und *pratensis*) für die Gründung neuer Kolonien zweifellos der Modus der „Adoption", wie er von Wheeler bei nordamerikanischen, von Wasmann bei europäischen *Formica*-Arten (in jüngster Zeit auch bei *rufa*) nachgewiesen wurde. Leider sind die vorstehenden drei Beobachtungen nicht ganz vollständig, indem der Nachweis der Königin nicht gelang: indessen dürfte es sich dabei doch kaum um etwas anderes gehandelt haben, als um Adoption eines *rufa*- (resp. *pratensis*-) Weibchens in einer *fusca*-Kolonie. Dafür liegen die Verhältnisse bei meinem eigenen Falle um so klarer. Muss eine solche *fusca*-Kolonie aber immer weisellos sein? Die weitere Verfolgung des zweiten Falles ließe fast die Deutung zu, dass (in der dritten Periode Wasmann's) die bei den *fusca* erstarkte junge *rufa*-Gesellschaft sich samt ihrer Königin von ihren Wirten abgetrennt und waldwärts gewendet habe, wohin sie ihre biologischen Interessen zogen. Am alten Ort wäre dann die *fusca*-Kolonie in ihrer ursprünglichen Form, d. h. rein, zurückgeblieben!? Das würde also eine interessante Modifikation des sozialen Parasitismus im Sinne Wheeler's, bezw. eine nächsthöhere Stufe desselben bedeuten. Bei dem gänzlichen Mangel genauerer Anhaltspunkte scheint mir aber die Annahme einer solchen vorläufig noch verfrüht.

26) Anmerkung bei der Korrektur. Wie ich der jüngsten, meiner Arbeit unmittelbar vorangehenden Abhandlung Wasmann's: Nachträge zum sozialen Parasitismus . . ." etc., Biol. Centralbl. 1910, 15, S. 517 entnehme, will Wheeler neuerdings auch für *F. rufa* die parasitäre Koloniegründung (bei *fusca*) zum gewöhnlichen und geradezu obligatorischen Modus stempeln. Ich kann mich indessen mit dieser extremen Ansicht ebensowenig befreunden wie Wasmann, mit dessen Darlegungen meine eigenen Beobachtungen und Überlegungen, wie man sieht, im ganzen übereinstimmen.

Über Enzystierung regenerierender Nemertinen.

Von Prof. Dr. Józef Nusbaum und Dr. Mieczyslaw Oxner.
(Zoolog. Inst. Lemberg.) (Ozeanogr. Museum Monaco.)

Im „Bulletin de l'Acad. de Sciences à Cracovie" 1910 haben wir eine vorläufige Mitteilung über die inneren Vorgänge bei der Regeneration der Nemertine *Lineus ruber* (Müll.) veröffentlicht. Eine ausführliche diesbezügliche Arbeit erschien im „Arch. für Entwicklungsmechanik der Organismen" (Bd. XXX) im laufenden Jahre[1]).

In den obigen Arbeiten haben wir nachgewiesen, dass der *Lineus ruber* und zwar die von uns sogen. dünne Form[2]) desselben in sehr hohem Grade regenerationsfähig ist, wobei geringe, selbst halbmillimeterlange Stückchen eines in viele Teile querdurchschnittenen Wurmes in kleine, aber vollständige, wie Miniaturen des ausgewachsenen Tieres aussehende Tierchen, durch eine Art von Morphollaxis regenerieren. Es liegt hier ein neues, sehr interessantes Beispiel eines harmonisch-äquipotentiellen Systems im Sinne Driesch's vor.

Bei der morphollaktischen Regeneration der verschiedenen Körperabschnitte des Wurmes haben wir eine merkwürdige Umdifferenzierung mancher Gewebe vermittels migrierender Zellen und einer ausgiebigen Phagozytose[3]) beobachtet, was wir in den erwähnten Arbeiten ausführlich beschrieben haben. Besonders interessant erscheint der von uns gelieferte Nachweis, dass in dem Körperteile, welcher vollständig des alten Darmkanals beraubt worden ist (und zwar im Vorderteile des Wurmkörpers, welcher vor der Mundöffnung in ein vorderes und hinteres Stück quergeschnitten worden ist, so dass in dem ersteren keine Spur des Darmes, in dem letzteren der ganze Darmkanal zurückgeblieben ist), der ganze Darmkanal aus der Wand des Rhynchocöloms, die bekanntlich, so weit die bisherigen embryologischen Untersuchungen richtig sind, mesodermalen Ursprunges ist, neugebildet wird.

Außer diesen vom allgemein-morphologischen Standpunkte nicht unwichtigen Tatsachen haben wir (s. Oxner, 1910, Ann.

1) Den biologischen Teil hat einer von uns (Oxner) in „Ann. de l'Institut Océanographique" Monaco, 1910, veröffentlicht.

2) Wir unterscheiden zwei Formen des *Lineus ruber*, eine breite und eine dünne (M. Oxner, Compt. rend. Acad. Sc. Paris, 1909, 4. Mai), von welchen diese letztere eine merkwürdig große Regenerationsfähigkeit aufweist, während bei der breiten dieselbe in vielen Hinsichten begrenzt erscheint.

3) Wir haben dieselbe als „Diphagozytose" (Nusbaum und Oxner, Arch. f. Entwick.-Mech. 1910) bezeichnet, da hier die Wanderzellen zuerst aktiv auf phagozytotischem Wege verschiedene Reservestoffpartikelchen (Pigmentkörnchen des Parenchyms und der Augen, Teile der zugrunde gehenden Drüsenzellen) aufnehmen und dann, nachdem sie in diejenigen Gegenden des Regenerates migrieren, wo die Regenerationsprozesse energisch vor sich gehen, von den sich bildenden Geweben passiv verzehrt werden und somit zugrunde gehen.

Inst. Oc.) u. a. konstatiert, dass in manchen Fällen und zwar bei besonderen Bedingungen die regenerierenden Körperstücke sich mit Zysten umgeben, was eine besonders interessante biologische Erscheinung darstellt. Da dies eine verhältnismäßig seltene Tatsache bei den Metazoen ist, verdient sie eine besondere Aufmerksamkeit. Bei den Nemertinen hat Al. Mrázek bei einer Süßwasserform *Stichostemma graecense* eine Enzystierung beobachtet (Bürger, Nemertinen in Bronn's Klass. u. Ordnungen), und Bürger (Monographie 1895) sah einmal bei *Drepanophorus* eine 2 Monate dauernde Enzystierung nach der Exstirpation des Rüssels. Bei verletzten Nemertinen bildet das Sekret einen „Kokon", in welchem die Verwundung ausheilt (Bürger, Nemertini, in Bronn's Klass. u. Ordnungen, S. 296). Es ist eine allgemein bekannte Tatsache, dass die Nemertinen von den Drüsen ihrer Haut ein reichliches, hühnereiweißartiges Sekret absondern können. Manche Arten scheiden ein etwas resistenteres Sekret aus, aus welchem sie besondere Röhrchen aufbauen, die sie länger oder kürzer bewohnen, was besonders bei *Tubulanus* (Joubin, 1894, Arch. Zool. Experim., Bürger, 1895) vorkommt und auch bei manchen Tetrastemiden und Lineiden nicht selten zu beobachten ist (Oxner, 1910). Andere Nemertinen bauen aus ihrem schleimigen Hautsekret Röhrchen nur während der Eiablagerungsperiode auf.

Die Bildung dieser Röhrchen wird durch zwei folgende Momente bedingt: 1. das Hautsekret der betreffenden Formen erhärtet recht schnell im Seewasser, 2. das Tier verändert nicht seine Lage während der Formation des Röhrchens und es kontrahiert nur langsam seinen Körper wellenförmig, so dass die Kontraktionswelle der Körpermuskulatur von hinten nach vorn und von vorn nach hinten abwechselnd verläuft, währenddessen der Schleim regelmäßig den ganzen Körper umhüllt und etwa einen feinen Abguss seiner Gestalt bildet. Dieselben zwei Momente, d. h. eine schnelle und starke Erhärtung des Hautsekretes und eine verhältnismäßige Ruhe des Körpers bedingen auch die Bildung der Zysten, von welchen die Regenerate umgeben werden[4]).

4) Die kleinen in Regeneration begriffenen Fragmente (dünne Form), die sich nicht bewegen können, würden schnell zur Beute der Bakterien und Infusorien fallen. Diese letzteren Organismen reizen die Haut des Tierchens und rufen als Reaktion eine gesteigerte Absonderung des Schleims, der bald erhärtet. In normalen Verhältnissen geschieht ebenfalls die Schleimabsonderung infolge solcher Reize; das Tier scheidet viel Schleim aus und wird schlüpfrig; in normalen Verhältnissen bewegt sich aber das Tier vorwärts und lässt nach einigen Minuten den Schleim (mit Bakterien, Infusorien, Detritus) hinter sich. Diese Eigenschaft wurde dazu verwendet (Oxner, 1910), um die Tiere zu „baden" und um sie auf diese Weise von Schmutz, Bakterien u. s. w. von der Operation zu befreien. Auf diese Weise „sterilisiert" man ziemlich gut die Tiere und die Sterblichkeit der operierten Fragmente wird gering.

Die Zysten erscheinen, wenn der Körper des Wurmes in kleine, kopflose Stücke von $^1/_2$—5 mm Länge quergeschnitten wird; in größeren regenerierenden Körperstücken erscheinen sie gewöhnlich nicht (nur in sehr seltenen Fällen, z. B. im Hinterteile der breiten Form, die zwischen dem Gehirn und den Cerebralorganen quergeschnitten wurde, beobachteten wir eine Enzystierung).

Ein jedes kleines, kopfloses Körperstück, wenn es ganz ruhig und ungestört liegt, umgibt sich mit einer dicken und resistenten Zyste, in welcher es so lange bleibt, bis es in ein kleines, vollständiges Tierchen regeneriert, wobei es in der Zyste mehr oder weniger knäuelförmig zusammengewickelt liegt.

Gleicherweise entstehen die Zysten, wenn die kleinen Körperfragmente noch in der Längsrichtung (median) durchgeschnitten werden, wobei solche seitliche Körperteile ebenfalls vollständig regenerieren. Außerdem enzystieren sich auch die nicht operierten Individuen der dünnen Form, wenn sie sehr lang in hungerndem Zustande und in der Dunkelheit gehalten werden (bei den breiten Formen von *Lineus ruber* haben wir die Bildung der Zysten im Hungerzustande nicht beobachtet).

Wir sehen also, dass entweder nur die bloße Kleinheit des regenerierenden Körperstückes oder die sehr schlechten Ernährungsbedingungen dieses letzteren (ein längeres Hungern bei der dünnen Form) zur Bildung der Zyste führen, wobei in beiden Fällen noch eine wichtige Bedingung erfüllt werden muss; der regenerierende Körperteil muss nämlich in voller Ruhe liegen und von äußeren Reizen, z. B. Erschütterung, Licht u. s. w., die die Bewegung seines Körpers veranlassen könnten, frei sein.

Die Zysten der Regenerate können nicht einfach als schleimiges Hautsekret gleich demjenigen eines Röhrchens oder einer gewöhnlichen Schleimhülle des Körpers betrachtet werden. Sie sind viel komplizierter und weisen manche Eigentümlichkeiten auf, welche niemals bei der gewöhnlichen Schleimabsonderung der Hautdrüsen, auch im Falle einer Erhärtung dieses Schleimes hervortreten.

Und zwar finden wir folgende Eigentümlichkeiten in der Struktur der Zysten:

1. Die Zyste wird sukzessive in Etappen schichtenweise gebildet, weshalb die Wand derselben einen mehr oder weniger ausgeprägten konzentrischen Schichtenbau zeigt.

2. An der Bildung der Zyste beteiligen sich sowohl die Schleimdrüsen wie auch die Eiweißdrüsen[5]) und zwar die oberflächliche

5) Nach unseren Untersuchungen gibt es bei *Lineus ruber* drei Arten von einzelligen Hautdrüsen, und zwar auf der Höhe der Epithelzellenschicht sind stäbchenförmige tubulöse Eiweißdrüsen vorhanden und in der tieferen Drüsenschicht unter dem Epithel finden wir zum größten Teil in Paketen liegende und mit langen dünnen Ausführungskanälen versehene schlauchförmige Drüsen zweierlei Art: Schleimdrüsen und Eiweißdrüsen.

und die tiefe Schicht dieser letzteren, weshalb die Zyste aus schleimiger und einweißartiger Substanz besteht. Gewöhnlicher „Schleim" besteht gleicherweise nach unseren Untersuchungen aus mucinhaltiger und seröser Substanz.

3. In der sich bildenden Zystenwand erscheinen außerdem Zellelemente, die in derselben zugrunde gehen und zwar: a) viele Wanderzellen dringen in die Zyste hinein, deren zahlreiche mit Pigmentpartikelchen beladen sind, b) stellenweise werden auch ganze Partien vom Hautepithel vom Körper des Wurmes abgelöst, um Bestandteile der Zystenwand zu werden und hier zugrunde zu gehen, c) ganze Drüsenzellen, und zwar die Eiweißdrüsen, dringen hier und da in die Zyste hinein, d) wenn die Geschlechtsprodukte reif sind, dringen auch ganze Massen von denselben in die Substanz der Zyste hinein, wo sie gleicherweise zugrunde gehen; wir haben das wenigstens in bezug auf männliche Geschlechtsprodukte konstatiert, e) auch fremde Körper aus dem durchschnittenen Darme oder durch die Afteröffnung können gleicherweise in die Zyste hineintreten, z. B. die im Darme parasitierenden Gregarinen.

Betrachten wir etwas näher diese Eigentümlichkeiten im Bau und in der Entwickelung der Zysten.

Die erste Spur der Zyste erscheint in Gestalt einer sehr dünnen, resistenten, homogenen, schleimigen Schicht, welche als ein Häutchen das knäuelförmig zusammengewickelte Würmchen ringsum umgibt und noch leicht zerreisst, wenn das Tierchen gereizt, heftigere Bewegungen ausführt. In 7—10 Tagen alten Zysten fanden wir gewöhnlich nur solche schwach entwickelte Hüllen, aber manchmal waren die selbst so jungen Zysten viel stärker und dicker. Überhaupt treten in dieser Hinsicht sehr große individuelle Schwankungen hervor.

Es beginnt bald die weitere Ausscheidung des Schleimes und der Eiweißsubstanz, weshalb die Wand der Zyste einer ansehnlichen Verdickung unterliegt. Die färberischen Mittel beweisen uns, dass die Wand der Zyste wirklich sowohl aus der mucinhaltigen, wie auch aus der serösen Substanz besteht. Bei der Färbung z. B. mit Hämatoxylin und Eosin tingieren sich manche Partien der Zystenwand bläulich, andere rötlich, bei Färbung mit Eisenhämatoxylin und Nachfärbung mit Orange tingieren sich manche Partien der Zystenwand bläulich oder schwärzlich, andere orange-gelblich, bei Anwendung von Mucinkarmin färbt sich die Zystenwand nur stellenweise rötlich.

Die Ausscheidung des Schleimes und der Eiweißsubstanz erfolgt nicht gleichmäßig, sondern schichtenweise, wobei manche Schichten dünner, andere dicker erscheinen; hier und da trifft man zwischen den Schichten größere oder kleinere Unterbrechungen, Lücken, und stellenweise häuft sich das Sekret netzförmig an. Infolge einer un-

gleichmäßigen Ausscheidung der Zystensubstanz bilden sich manchmal papillenartige oder fingerartige Fortsätze an der Oberfläche der Zyste, welche derselben ein sehr eigentümliches Aussehen verleihen. Die Zyste verdickt sich schichtenweise immer mehr, so dass z. B. in den zweimonatlichen Zysten die Dicke der Zystenwand größer erscheint als der Durchmesser des Querschnittes durch den Wurmkörper. Die Dicke der Zyste kann stellenweise mehr als zweimal diesen Körperdurchmesser überschreiten, wie es z. B. in Fig. 2 zu sehen ist.

Fig. 1.

In dem Maße, als die Zystenwand sich verdickt, werden die Drüsen der tiefen Schicht und zwar sowohl die Schleimdrüsen, wie auch die serösen Drüsen, fast vollkommen verbraucht.

Wir haben Gründe anzunehmen, dass diese Drüsen, nachdem ihr Inhalt vollkommen ausgeschieden wird, auch gänzlich zugrunde gehen und die neuen Drüsen der tiefen Schichten bilden sich im weiteren Verlauf des Regenerationsprozesses aus dem Epithel. Eine gewisse Zeitlang ist deshalb nur die oberflächliche, im Niveau der Epithelschicht sich befindende Drüsenschicht im enzystierten Regenerate zu sehen und bei ganz regenerierten oder schon aus der Zyste herausgeschlüpften Würmchen sieht man wieder beide Drüsenschichten. In Fig. 2, welche eine photographische Aufnahme darstellt, sehen wir nur die oberflächliche Drüsenschicht, von der tiefen ist keine Spur geblieben. In Fig. 1 sind beide Schichten sichtbar.

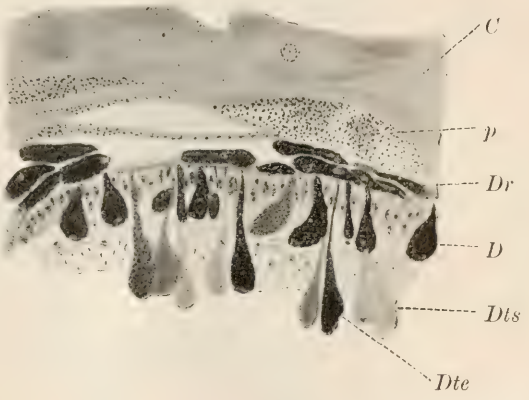
Fig. 2.

Nachdem schon die große Mehrzahl der tieferen Drüsenzellen verbraucht worden ist, beginnen auch die oberflächlichen, stäbchenförmigen Drüsen im großen Maße zu sezernieren; manchmal erfolgt der Ausscheidungsprozess beider Drüsenschichten gleichzeitig. Man sieht sehr oft das seröse Sekret der oberflächlichen Drüsen in Gestalt von gekrümmten Tropfen nach außen hervorquellen, manchmal werden aber ganze Drüsenzellen, samt dem Plasmamantel und

dem Kerne nach außen in die Zyste ausgeworfen. Man findet nämlich nicht selten solche Zellen mit Eiweißsekret in der Zystenwand, wobei dieses Sekret sich z. B. bei Eosinfärbung sehr stark rötlich tingiert. Manche der Eiweißdrüsenzellen enthalten das Sekret als eine homogene Masse, andere — als eine feinkörnige Substanz, und beide Arten des Sekrets, oder richtiger gesagt, beide Zustände seiner Bildung fanden wir auch in den in der Zystenwand vorhandenen, ausgestoßenen Drüsenzellen. In einigen Fällen haben wir eine große Anzahl solcher ausgestoßenen, außerhalb des Hautepithels sich befindenden serösen Drüsenzellen angetroffen (Fig. 3).

Nicht nur das Sekret der beiden Arten von Drüsenzellen und die ganzen einzelnen serösen Drüsenzellen treten aus der Körperwand des Würmchens heraus, um zur Bildung der Zyste beizutragen; vielmehr lösen sich auch stellenweise indifferente Hautepithelzellen von der Körperwand des Würmchens ab und bilden Bestandteile der Zyste, indem sie in derselben zugrunde gehen. Es kommt hier also gewissermaßen zu einer Art von Häutung; es erscheint ein ähnlicher Prozess wie bei der Entwickelung der *Pilidium*-Larve, aber verhältnismäßig in viel geringerem Maße, da hier nicht die ganze alte Epithelschicht abgeworfen wird, sondern nur stellenweise und nicht überall simultan lösen sich Fetzen von Epithelzellen ab.

Fig. 3.

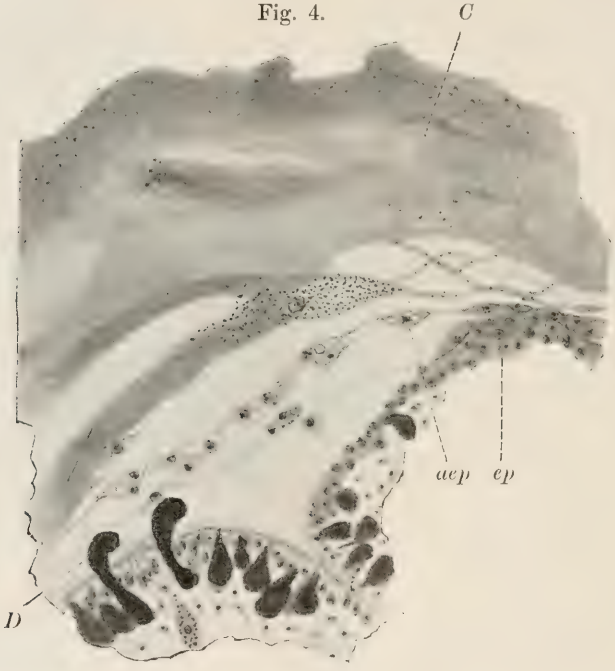


In Fig. 4 sehen wir links das Hautepithel in einem regenerierten Körperteile des Würmchens gut ausgeprägt; es besteht aus einer Schicht zylindrischer, mit kurzen Wimpern versehenen Zellen; mehr nach rechts dagegen wird das Epithel niedriger und indem es aus einigen Schichten etwas abgeplatteten Elementen besteht, zeigt es einen allmählichen Übergang seiner oberflächlichen Zellenschichten in eine freie Schicht abgeplatteter Zellen, die schon ganz von der Haut abgelöst sind; das sind abgeworfene Epithelzellen, die bald zugrunde gehen. Sie sind sehr vakuolenreich, in der Mitte gewöhnlich verdickt und seitlich gehen sie in dünne Fortsätze über, vermittelst deren sie sich stellenweise miteinander verbinden, so dass hier und da ununterbrochene Zellenmembranen entstehen, eine

Art von unvollkommenen Hüllen bildend, die das Würmchen von außen umgeben (Fig. 4, 5).

Sehr oft finden wir in der Zyste Wanderzellen, rundliche oder mit stumpfen, kurzen Fortsätzen versehene Zellen, welche gewöhnlich sehr stark mit Pigmentkörnchen beladen sind. Wie wir es an anderer Stelle nachgewiesen haben, spielen diese Wanderzellen eine sehr wichtige Rolle in den Regenerationsprozessen. Sie entstammen dem Bindegewebe und dem Parenchym, nehmen phagozytotisch zahlreiche Pigmentkörnchen und andere Zerfallsprodukte der einer Involution unterliegenden Gewebsteilen (z. B. des Augenpigmentes,

Fig. 4.



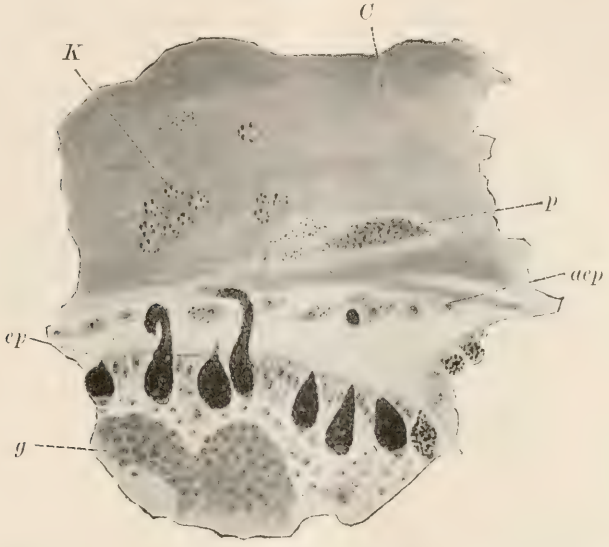
mancher zugrundegehenden Drüsenzellen des Hautepithels) auf und so mit Reservestoffpartikelchen beladen, gegen diejenigen Distrikte des Körpers migrieren, wo die Regenerationsprozesse am energischsten vor sich gehen und wo sie selbst zugrunde gehen, indem sie von den Zellen der lebensfähigeren und sich neubildenden Geweben des Regenerates auf phagozytotischem Wege verzehrt werden.

Nun ist es sehr interessant, dass diese Wanderzellen, welche hier bei der Umdifferenzierung und Verarbeitung der Gewebe in den morphollaktisch-regeneratorischen Prozessen eine so bedeutende Rolle spielen, auch bei der Zystenbildung tätig sind. Sie wandern nämlich in großer Anzahl aus dem Körper des Wurmes in die Zyste ein, um hier zugrunde zu gehen, indem sie einem Zerfalle

unterliegen und die Pigmentkörnchen frei lassen, welche stellenweise, wie schon erwähnt, größere oder geringere Anhäufungen in der Zystenwand bilden (Fig. 3, 4, 5).

Sie wandern auf einem zweifachen Wege aus. Erstens kriechen sie aus dem Körperparenchym noch vor dem Wundverschlusse heraus und zwar hauptsächlich in denjenigen Fällen, in welchen das aus der Querteilung hervorgegangene Körperstück noch in der Längsrichtung durchgeschnitten wurde, da in diesen Fällen die Heilung der großen Wunde etwas länger dauert; durch die offene Körperspalte treten dann zahlreiche Wanderzellen nach außen.

Fig. 5.



Zweitens kriechen sie sehr wahrscheinlich durch das Hautepithel selbst nach außen heraus und zwar in den sich neubildenden Körperabschnitten des Regenerates, wo das Epithel eine längere Zeit aus einer Schicht kubischer oder platten Zellen besteht, und wo noch keine Drüsen vorhanden sind, mit einem Worte, wo die Haut noch sehr dünn, locker und zart ist.

Und zwar haben wir schon in unserer oben erwähnten Arbeit nachgewiesen, dass bei der Regeneration des *Lineus ruber* sehr oft im Regenerate sogen. blasige Auftreibungen entstehen, in welchen das Hautepithel größere oder kleinere, buckelförmige Ausstülpungen bildet, wobei es an diesen Stellen gewöhnlich aus kubischen oder abgeplatteten, manchmal weit voneinander entfernten Zellen besteht und wo unter dem Epithel ein freier Raum mit spärlichen mesenchymatischen Elementen und Wanderzellen erfüllt vorhanden ist. An solchen Stellen, wo das Epithel recht dünn erscheint, dringen

sehr wahrscheinlich die Wanderzellen zwischen den Epithelelementen nach außen heraus.

In Fig. 6 sehen wir einen kleinen Teil des Querschnittes durch die Zyste samt dem Würmchen, wo das Hautepithel eine solche blasige Auftreibung bildet; manche der sehr niedrigen, plasmaarmen Epithelzellen entsenden basal unregelmäßige Fortsätze; unter dem Epithel sieht man einzelne verästelte Mesenchymelemente und Wanderzellen; nach außen vom Epithel, zwischen diesem letzteren und der dünnen Zystenwand sehen wir eine Anzahl rundlicher oder rundlich-ovaler Wanderzellen, mit exzentrisch gelagertem Kerne und mit vielen Reservestoffpartikelchen, besonders mit Pigmentkörnchen beladen. Diese Wanderzellen, welche wir sowohl in jungen Zysten wie auch in älteren in größerer oder geringerer Anzahl gefunden haben, unterliegen hier, wie erwähnt, einem Zerfalle, und

Fig. 6.

als ihre Reste bleiben hier und da größere oder geringere Pigmentanhäufungen übrig. Da diese Pigmentkörnchen bräunlich, gelblich oder grünlich sind, so stellt sich bei Hämatoxylin-Eosinfärbung die ganze Zyste an Schnitten sehr bunt gefärbt dar, da manche Teile dieser letzteren blau (schleimige Teile), andere rot (seröse Teile), noch andere violett (gemischter Ursprung), und die Pigmentkörnchenanhäufungen bräunlich, gelblich und grünlich erscheinen.

Wie wir schon oben erwähnt haben, können noch andere Körperbestandteile in die Zyste hineindringen; wir bemerkten z. B. bei einem männlichen Individuum in den innersten Schichten der Zyste zahlreiche Anhäufungen von Geschlechtsprodukten. Es ist interessant, dass manchmal bei den mit Gregarinen im Darmkanale behafteten Individuen diese Parasiten in großer Anzahl durch die noch nicht geschlossene Wunde oder durch die neugebildete Afteröffnung nach außen hervortreten und zwischen der Zystenwand und dem Körperepithel des Wurmes frei liegen bleiben. In Fig. 6, welche wir schon oben betrachtet haben, sieht man eine intakte

Gregarine unter der Zystenwand liegen; wir fanden gewisse Stadien, welche darauf hinweisen, dass die Gregarinen hier zugrunde gehen, indem sie einem Körnchenzerfalle unterliegen.

Die aktive oder passive Auswanderung der histologischen Elemente, und zwar der Wanderzellen, der Drüsenzellen, der Hautepithelzellen und der Geschlechtselemente in die sich bildende Zyste erfolgt oft in so großem Maße, dass der Wurmkörper äußerst dünn, schlank und entpigmentiert wird und die Zyste dagegen sehr dick erscheint. Besonders wenn alle Drüsenzellen der tiefen Schicht, sowohl die serösen wie auch die schleimigen, ihren Inhalt der Zyste abgegeben haben und vollkommen verschwanden, und wenn viele Wanderzellen aus dem Wurmkörper in die Zyste übergegangen sind, erscheint der Körper des regenerierenden Würmchens äußerst dünn, wie es z. B. in der Fig. 2 zu sehen ist.

Man kann wohl sagen, dass in diesen Fällen der Wurmkörper alles, was ihm nicht unmittelbar zum Leben nötig ist, der Zyste abgibt und somit durch eine sehr dicke und starke Hülle von der Außenwelt abgegrenzt bleibt, bis er in eine, sozusagen kleine Miniatur eines vollkommenen Tierchens regeneriert, welches sich aus der Zyste befreit, indem durch die heftigen Bewegungen des Tierchens die Zyste an einer Stelle platzt. Es erübrigt nun die Frage zu beantworten, was für eine Bedeutung dem Enzystieren der regenerierenden kleinen Körperstücke des *Lineus* zugeschrieben werden muss?

Die Enzystierung tritt im Tierreich als verschiedenartige Anpassungserscheinungen auf, z. B. sie erscheint unter dem Einflusse drohender Schädigungen verschiedener Art, bei der Teilung, Vermehrung, nach der Befruchtung u. s. w., überhaupt tritt sie am öftersten in denjenigen Fällen auf, in welchen entweder komplizierte innere Vorgänge sich im Organismus abspielen, bei denen eine temporäre Abgrenzung von der Außenwelt nötig ist (z. B. bei der Vermehrung), oder wenn eine solche Abgrenzung bei dem Einflusse schädlicher Agentien vorteilhaft erscheint.

Nun sind wir der Meinung, dass die Bildung eines vollkommenen Würmchens aus dem kleinen halbmillimeter- oder höchstens einige millimeterlangen Körperstücke, währenddessen eine sehr weitgehende Umdifferenzierung und Verarbeitung der Gewebe vermittels der Wanderzellen (wie wir es andererorts gezeigt haben) stattfindet, zu der Kategorie sehr komplizierter innerer organischer Vorgänge gehört und dass eine temporäre Abgrenzung eines solchen winzigen Organismus von dem direkten Einflusse der Außenwelt ebenfalls sehr wahrscheinlich eine nicht wichtige physiologische Anpassung darstellt.

Wir haben gesehen, dass das enzystierte Würmchen viele histologische Bestandteile seines Körpers verliert, um die Verdickung und Verstärkung der Zyste zu erzielen.

Nun ist es sehr interessant, dass in manchen, recht seltenen Fällen alle Gewebe des Würmchens sich an der Bildung der Zyste beteiligen, alle werden zu diesem Zwecke verbraucht, weshalb der ganze Wurmkörper in eine zystenartige Bildung übergeht; es erfolgt, sozusagen, eine Art Mumifikation des ganzen Körpers, welcher auf diese Weise endlich zugrunde geht. Wir haben sehr interessante Stadien dieser involutiven Prozesse gesehen. Alle Zellen des Hautepithels, des Darmes, des Körperparenchyms lösen sich voneinander ab und es erscheint zwischen denselben eine homogene oder körnige Masse, als Produkt dieser Elemente, welche endlich gänzlich zugrunde gehen, indem sie ihre Kerne verlieren, immer blasser werden und teilweise in Körnchen zerfallen. Die ganze Zyste erscheint dann an Schnitten solid und anstatt die Geweben des Wurmes sieht man nur lose Zellen, Gruppen von Zellen oder Spuren von diesen letzteren in der Zyste eingebettet. Diese pathologische Erscheinung ist also als ein zu weitgehender Verbrauch der lebenden Gewebe des sich enzystierenden Wurmkörpers zum Zwecke der Bildung einer Zyste zu betrachten. Eine solche Involution erscheint sehr wahrscheinlich hauptsächlich in denjenigen Fällen, in welchen die Regeneration überhaupt nicht stattfindet, z. B. in den Fragmenten mit durchschnittenem Gehirne (vgl. Nusbaum u. Oxner, 1910, Arch. f. Entw.-Mech.).

Endlich müssen wir noch die interessante Tatsache hervorheben (vgl. Oxner, 1910, l. cit.), dass die enzystierten Wurmfragmente 2—3mal so lang regenerieren als die nichtenzystierten. Das ist in denjenigen Fällen leicht zu konstatieren, in welchen das operierte Körperstück noch in longitudinaler Richtung in zwei vollkommen gleiche Teile medial durchschnitten wird. Es ereignet sich nun manchmal, dass die eine Hälfte sich enzystiert, während die andere keiner Enzystierung unterliegt, und nun sieht man nach dem Verlaufe z. B. von 10—15 Tagen, dass die nichtenzystierte Hälfte viel weiter in der Regeneration fortgeschritten ist als die enzystierte, bei welcher immer die Regenerationsprozesse verspätet erscheinen.

Die Erklärung dieses Umstandes ist sehr leicht, wenn wir in Erwägung ziehen, dass: 1. das enzystierte Tier fast vollkommen ihr Pigment verliert, welches der Zyste abgegeben wird, 2. zahlreiche Wanderzellen den Körper des Tieres verlassen, 3. die tiefe Schicht der Hautdrüsen fast vollkommen zugrunde geht, 4. zahlreiche Epithelzellen und noch andere Elemente sich von dem Körper des Fragmentes ablösen, indem sie in der Zystenbildung eine Rolle spielen. Es ist also ersichtlich, dass das enzystierte Fragment sehr viel lebendiges Gewebsmaterial und damit eine nicht geringe Quantität der Lebensenergie verliert; die Regeneration des Tierchens ist deshalb einigermaßen erschwert und sie muss auch länger dauern als in denjenigen Fällen, wo kein Verlust an Geweben und an

Lebensenergie stattfindet. Wir wissen ja, dass in allen denjenigen Fällen, in welchen die Entwickelung eines Tieres mit einer Involution verschiedener Körperbestandteile verbunden ist, z. B. bei der Metamorphose der Insekten (histolytische Prozesse) bei der postembryonalen Entwickelung der Amphibien u. s. w., der Entwickelungsprozess in beträchtlichem Grade verlangsamt wird, was zugunsten unserer obigen Annahme zu sprechen scheint.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1. Eine durchgeschnittene Zyste des *Lineus ruber* mit fast schon fertigem regeneriertem Wurme (der knäuelförmig zusammengerollte Körper ist hier fünfmal durchgeschnitten); *C* = Zystenwand, *DK* = Darmkanal, *d* = die äußere Drüsenschicht, *d'* = die innere Drüsenschicht. Photographische Aufnahme bei 100facher Vergrößerung.

Fig. 2. Eine durchgeschnittene sehr stark entwickelte Zyste des *Lineus ruber* mit dem Wurmregenerate; *G* = Gehirnanlage im Kopfteile des Regenerates, *R* = Rüssel im Längsschnitt, *W* = Parenchym des Wurmes, *C* = Zystenwand (man sieht sehr gut den konzentrischen Schichtenbau derselben). Photographische Aufnahme bei 100facher Vergrößerung.

Fig. 3. Ein Teil der Zystenwand und der Haut des regenerierenden Körperfragmentes von *Lineus ruber* im Durchschnitte; *C* = Zystenwand, *p* = Pigmentkörnchenanhäufungen, *D* = Drüsen der oberflächlichen Schicht, *Dr* = nach außen ausgeworfene Drüsenzellen, *Dts* = Schleimdrüsen der tiefen Schicht, *Dte* = Eiweißdrüsen der tiefen Schicht. Oc. 4. S. hom. Imm. $^1/_{12}$ Zeiß. Mit Cam. gezeichnet.

Fig. 4. Ein Teil der Zystenwand und der Haut des regenerierenden Körperfragmentes von *Lineus ruber* im Durchschnitte; *C* = Zystenwand, *D* = heraustretendes Drüsensekret, *ep* = epitheliale Verdickungen der Körperwand, *aep* = abgelöste epitheliale Zellen. Oc. 4. S. hom. Imm. $^1/_{12}$ Zeiß. Mit Cam. gezeichnet.

Fig. 5. Ein Teil der Zystenwand und des Körpers des regenerierenden Fragmentes von *Lineus ruber* im Durchschnitte; *C* = Zystenwand, *K* = stark angequollene Kerne in der Zyste, *p* = Pigmentanhäufung, *ap* = abgelöste Epithelelemente, *ep* = epitheliale Körperbedeckung, *g* = Gehirn (regeneriert). Oc. 2. S. hom. Imm. $^1/_{12}$ Zeiß. Mit Cam. gezeichnet.

Fig. 6. Ein Teil eines Schnittes durch die dünne Zystenwand und die Körperwand des Fragmentes von *Lineus ruber* in der Gegend einer blasigen Auftreibung; *C* = Zystenwand, *D* = Drüsenzelle, *Gr* = Gregarine, *ep* = dünne epitheliale Schicht der Körperwand, *Wd* = Wanderzellen, *Wda* = Wanderzellen, die nach außen ausgetreten sind. Das Tier wurde den 8. XII. 1909 operiert und den 10. I. 1910 fixiert. Oc. 4. S. hom. Imm. $^1/_{12}$ Zeiß. Mit Cam. gezeichnet.

Paul Ehrlich. Beiträge zur experimentellen Pathologie und Chemotherapie.

Leipzig, Akad. Verlagsges. 1909, gr. 8°, 247 S.

Der vorliegende Band enthält eine Reihe von Vorträgen, die der Verfasser in verschiedenen Orten, in London, Amsterdam, Frankfurt und zuletzt, als er den Nobelpreis empfing, im Dezember 1908 in Stockholm gehalten hat. Diese Entstehung bedingt natürlich,

dass die Darstellung nicht die systematische eines Lehrgangs ist, dass sie auch nicht lediglich Neues bringt und dass manche Wiederholungen sich in dem Buche finden. Gleichwohl ist es sehr zu begrüßen, dass das Buch in dieser Form erschienen ist; denn so können alle die Leser, denen das Ehrlich'sche Gedankengebäude noch nicht vertraut ist, in einzelnen kürzeren Kapiteln sich in dasselbe hineinfinden an der Hand des Meisters selber, während eine systematische Darstellung des Ganzen (die es übrigens mit Berücksichtigung der letzten Fortbildung noch gar nicht gibt) durchzuarbeiten, eine Aufgabe ist, die nur selten Leute leisten werden, die sich nicht speziell mit der Immunitätslehre beschäftigen wollen.

Mehr aber, als man nach diesem Aufbau erwarten sollte, erfüllt das Buch auch die Ziele, die einer kurzen systematischen Darstellung gestellt sind. Die ersten Vorträge bringen nämlich das Wesentliche von jenen älteren Forschungen, die als die eigentliche Seitenkettentheorie bekannt sind und auch von seinen noch älteren Untersuchungen über die Verteilung von Arznei- und Farbstoffen im Organismus, die nicht nur eine meist wenig beachtete Grundlage der Seitenkettentheorie, sondern auch das Bindeglied bilden zu jenen neueren Untersuchungen über die Wirkung organischer Substanzen auf die einzelligen Parasiten im Tierkörper, die hauptsächlich in diesem Bande dargestellt werden und die Ehrlich als Chemotherapie bezeichnet, um ihre mehr systematische chemisch-spekulative Grundlage gegenüber dem herkömmlichen, auf empirischer Grundlage mehr ins Blaue hinein experimentierenden Verfahren der Pharmakologie hervorzuheben. So leuchtet aus diesem Buche mehr als aus irgendeiner der früheren Darstellungen der Grundgedanke aller Theoreme und Hypothesen des Verfassers hervor, dass alle spezifischen Wirkungen auf ganz begrenzten chemischen Affinitäten zwischen der Struktur des wirkenden Stoffes und der chemischen Struktur von Protoplasmabestandteilen beruhen müssen. In dem letzten Vortrag „Ueber Partialfunktionen der Zelle" wird dann die letzte Konsequenz aus diesem Grundgedanken gezogen, dass es durch unablässige Aufsuchung immer neuer solcher spezifischer Reaktionen und ihrer Bedingungen gelingen werde, einen Einblick in die Struktur des lebenden Protoplasmas zu gewinnen, der es zuletzt erlauben müsse, es, wenigstens in Gedanken, aus allen seinen Einzelbestandteilen synthetisch aufzubauen, eine Aufgabe, die ebenso wie für die mikroskopische, schon an die Grenze ihrer Leistungsfähigkeit gelangte Untersuchung auch für die analytische Chemie, die doch immer nur die Bestandteile der toten Materie isolieren könne, unlösbar sei.

Es kann hier nicht der Ort sein, auf alle die neuen Annahmen und Begriffe und Bezeichnungen einzugehen, die nicht nur in diesem

Schlusskapitel gebracht werden, sondern auch in den mittleren Vorträgen des Bandes, die über so anscheinend einander fernliegende Gebiete wie die Zusammensetzung und Wirkung der Schlangengifte, die Ernährung der Trypanosomen und Widerstandsfähigkeit gegen Gifte, die Immunität des Menschen und der höheren Tiere gegenüber den Pocken und den mit diesen ähnlichen Infektionskrankheiten, und die Biologie und histologische Umwandlung der bei Mäusen vorkommenden und künstlich übertragenen gut- und bösartigen Tumoren berichten und aus jedem dieser Gebiete nicht nur Tatsachen erzählen, die von Ehrlich oder seinen Schülern in den von ihm geleiteten Instituten erhoben worden sind, sondern auch sie in Beziehung zueinander setzen und eben daraus gemeinsame und wieder in den anderen Kapiteln fruchtbare Hypothesen ableiten.

Demjenigen, der diesen Forschungen fernersteht, mögen die kühnen Hypothesen die für ihn unkontrollierbaren Tatsachen manchmal zu überwuchern scheinen und in ihm Zweifel wachrufen, ob wir uns hier immer noch auf dem Boden der exakten Induktion befinden. Demgegenüber kann immer wieder darauf hingewiesen werden, wie außerordentlich fruchtbar zur Auffindung von ganz unzweifelhaften, auch abgesehen von jeder Theorie wertvollen neuen Tatsachen sich alle diese Annahmen des Verfassers schon erwiesen haben. Sein letzter Triumph in dieser Hinsicht, der in dem Buche noch nicht angedeutet sein kann und doch in engstem Zusammenhang steht mit den Trypanosomenstudien, die dort einen so breiten Raum einnehmen, ist die Auffindung eines Mittels, das gegen die Syphilis wirksamer zu sein scheint als irgendeines der bisher bekannten und als es auch die sanguinischsten Aerzte wohl kaum zu hoffen wagten. Dabei hat der nicht vorauszusehende Umstand als Glücksfall mitgespielt, dass die noch so wenig erforschten Erreger der Syphilis sich dem neuen Mittel gegenüber genau so verhalten, wie die Trypanosomen, die dem Hauptteil der Untersuchungen zur Grundlage dienten, aber das Hauptverdienst bleibt doch Ehrlich selbst, der nicht nur das wissenschaftliche Experiment, das Probieren neuer Mittel in einer noch nie gesehenen Weise systematisch ausgedehnt hat, sondern auch durch seine Theorien und Hypothesen diesen Versuchen ganz bestimmte Bahnen gewiesen hat, die zum Erfolg geführt haben. W. R.

P. Uhlenhuth und O. Weidanz. Praktische Anleitung zur Ausführung des biologischen Eiweifsdifferenzierungsverfahrens, mit besonderer Berücksichtigung der forensischen Blut- und Fleischuntersuchung, sowie der Gewinnung präzipitierender Sera.

Gustav Fischer, Jena 1909, 8°, 246 S., 38 Fig.

Die biologischen Reaktionen, d. h. der Nachweis spezifischer Substanzen, die im Tierleib nach Einführung von hochmolekularen Körpern entstehen und ausschließlich mit diesen Körpern Reaktionen eingehen, die man, wie z. B. die Bildung eines Präzipitats aus den klaren Lösungen beider Reagenzien, unmittelbar sehen, oder aber mittelbar zur Beobachtung bringen kann, haben in den letzten Jahren ebenso ausgedehnte theoretische wie praktische Anwendung gefunden. Die praktische ist in erster Linie die für gerichtliche Aufgaben, nämlich zum Nachweis von Menschenblut bei Mordprozessen oder auch neuerdings zum Nachweis bestimmter Fleischsorten in der Nahrungsmittelkontrolle. Insbesondere die erste so verantwortungsvolle Aufgabe hat zur Ausbildung einer sehr sorgfältigen, mit allen Kautelen und Kontrollen umgebenen Technik geführt, um die sich gerade Uhlenhuth sehr große Verdienste erworben hat. Aus seinen reichen Erfahrungen nun hat er diese Anleitung verfasst, die darauf Rücksicht nimmt, dass um der praktischen Zwecke willen viele Personen sich auf diese Methode einarbeiten, oder die mit ihr gewonnenen Ergebnisse beurteilen müssen, deren eigentliches Arbeitsgebiet ein anderes, der Immunitätslehre fernliegendes ist.

Aber nicht nur die genannten forensischen Zwecke behandeln die Autoren, sondern auch alle anderen praktischen Verwertungen der Methode, z. B.: die relative Verwandtschaft verschiedener Tierarten miteinander durch quantitative Vergleichung der mit ihrem Blutserum zu erzielenden biologischen Reaktionen zu erforschen. Und sie stellen nicht nur das von Uhlenhuth besonders bearbeitete Präzipitationsverfahren ausführlich dar, sondern auch die beiden Methoden, die mit ihm konkurrieren und es zuweilen ergänzen oder kontrollieren können: die Komplementbindung durch spezifische Reaktion und das Phänomen der spezifischen Ueberempfindlichkeit.

Das Buch behandelt seinen Stoff in erschöpfender Weise. Es ist heute schon für jedes Laboratorium, in dem derartige Untersuchungen ausgeführt werden, ein unentbehrliches Handbuch, es ist aber auch sehr geeignet, bei Fernerstehenden Verständnis für das Wesen und für die verwickelte Technik dieser Untersuchungsmethoden zu wecken. **Werner Rosenthal.**

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der kgl. bayer. Hof- u. Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Der Abonnementspreis für 24 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einsenden zu wollen.

Bd. XXX. 1. September 1910. № 17.

Inhalt: **Rimsky-Korsakow**, Zur Biologie der Süfswassernemertine *Stichostemma graecense* Böhmig. — **Viehmeyer**, Ontogenetische und phylogenetische Betrachtungen über die abhängige Koloniegründung von *Formica sanguinea*. — **Stieda**, Über Hirnfurchen und Hirnwindungen.

Zur Biologie der Süfswassernemertine Stichostemma graecense Böhmig.

Von M. Rimsky-Korsakow.

Süßwassernemertinen sind jetzt bekanntlich in vielen Gegenden Europas, in Amerika und Afrika aufgefunden worden. Abgesehen von mehreren sehr ungenau beschriebenen Arten[1]) scheinen alle näher bekannten Arten zu der Gattung *Stichostemma* Montgomery zu gehören. Bürger (op. cit.) hat zwar die beiden Gattungen *Stichostemma* Montgomery und *Tetrastemma* Ehrenb. zusammengefasst und das alte Genus *Prostoma* Ant. Dugès wieder hergestellt; allein er selbst ist von seiner Meinung bald wieder zurückgekommen[2]) und nimmt jetzt das Genus *Stichostemma* an. Dieser letzten Auffassung kann man sich nur anschließen, da die hierher gehörigen Süßwasserarten sich durch mehrere Merkmale von den marinen

1) Zusammenstellungen über die Süßwassernemertinen findet man bei Montgomery, T. M., *Stichostemma Eilhardi* nov. gen. nov. spec. Ein Beitrag zur Kenntnis der Nemertinen. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 59, 1895; de Guerne, J., The History of the Fresch-Water Nemerteans, their Geographical Distribution and their Origin, Ann. a. Magaz. Natur. Hist., 6 Ser., Vol. 10, 1892; Bürger, O., Nemertinen, Tierreich, Lief. 20, 1904.

2) Vgl. Bürger, Nemertini in Bronn's Klass. u. Ordn. d. Tierreichs, Bd. IV, Supplement. 1897—1907.

Formen unterscheiden, wie es Böhmig[3]) hervorhebt und Bürger in dem letztgenannten Werke ausführt.

Im Jahre 1903 hatte ich die Gelegenheit gehabt, *Stichostemma graecense* Böhmig im Neckar bei Heidelberg zu beobachten. Im Sommer 1909 fand ich dieselbe Art in Straßburg in dem Teiche des Botanischen Instituts[4]). Da über das Vorkommen von *Stich. graecense* in Deutschland noch gar nichts bekannt ist und auch über die Biologie der Nemertine nur wenige Mitteilungen von Böhmig (op. cit.) und Mrázec[5]) vorliegen, so halte ich nicht für unnötig, einiges über diese interessanten Vertreter der Süßwasserfauna mitzuteilen.

Als ich während der Arbeit in dem Zoologischen Institute von Heidelberg die Nemertine im Neckar gefunden hatte, so glaubte ich eine neue Art der Gattung *Stichostemma* vor mir zu haben. Die eigenartige Verteilung des schwarzen Augenpigmentes zwischen

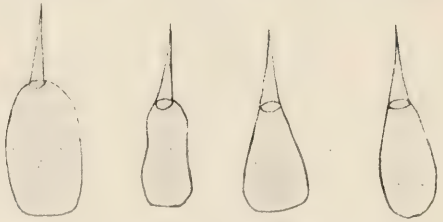


Fig. 1. Verschiedene Formen der Stiletbasis. Zeiß D, Oc. 2.

den Augen, die etwas andere Form der Stiletbasis, die angebliche Getrenntgeschlechtlichkeit und einige andere kleinere Differenzen, die man im Vergleich mit der genauen Beschreibung Böhmig's an meinen Exemplaren bemerken konnte, schienen mir die Aufstellung einer neuen Art der Gattung *Stichostemma* zu rechtfertigen. Da ich im Besitze nur weniger Exemplare des Tieres war und da doch im allgemeinen eine große Ähnlichkeit mit *Stich. graecense* unverkennbar war, so zögerte ich, eine neue Art aufzustellen, zumal da ein Exemplar sich als zwitterig erwies (wie *Stich. graecense*). Jetzt, da ich zahlreiche Exemplare der Nemertine in Straßburg gefunden habe, kann ich mit Sicherheit behaupten, dass auch die Tiere aus dem Neckar zu der Böhmig'schen Art gehören. Ich will nämlich hier hervorheben, was für künftige Funde der Nemertine von

3) Beiträge zur Anatomie und Histologie der Nemertinen, in Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 64, 1898.

4) Es sei mir an dieser Stelle erlaubt, dem Direktor des Zoolog. Instituts Straßburg, Herrn Prof. A. Goette, meinen besten Dank für die Aufnahme in das Institut auszusprechen.

5) Über das Vorkommen einer freilebenden Süßwassernemertine (*Stichostemma graecense* Böhm.) in Böhmen. Sitzungsber. k. böhm. Gesellsch. Wien. II. Klasse, v. XXXVI, 1902.

Wichtigkeit ist, dass die *Stich. graecense* in manchen Beziehungen eine sehr variable Art ist. Abgesehen von der Färbung der Tiere, die, wie auch frühere Autoren erwähnen, sehr verschieden sein kann (je nach dem Alter und Ernährungszustande), kann die Verteilung des Augenpigmentes stark variieren, worauf wir noch weiter zurückkommen werden, und auch die Form der Stiletbasis ist nicht beständig, wie man aus der Beschreibung und der Abbildung Böhmig's annehmen könnte. Nämlich die Untersuchung zahlreicher Straßburger Exemplare hat mir gezeigt, dass die Stiletbasis entweder kegelförmig oder mehr birnförmig sein kann (s. Fig. 1).

Was die äußere und innere Organisation von *Stich. graecense* anbetrifft, so kann ich in dieser Beziehung die Angaben von Böhmig nur bestätigen. Die Länge meiner Exemplare betrug 1—20 mm. Sehr auffallend ist bei der Nemertine die Zerstreuung des schwarzen Augenpigmentes. Bei den meisten Exemplaren waren 3 Augenpaare vorhanden; einige aber nicht nur kleine, sondern auch ganz große

Fig. 2. Die Veränderung in der Verteilung des Augenpigmentes bei einem *Stichostemma*-Exemplar aus Straßburg.

geschlechtsreife Tiere hatten 4 Augen; auch die Zahl 5 (2 Augen von einer Seite, 3 von der anderen) und 7 kam bei einigen Tieren vor. Bei den meisten Exemplaren von *Stichostemma* befindet sich das schwarze Augenpigment nicht nur in den Augen selbst, sondern auch zwischen und neben denselben. Die Verteilung dieser Pigmentkörnchen kann äußerst verschieden sein und ändert sich mit der Zeit, wie es mir genaue Beobachtungen an den in Aquarien lebenden Tieren gezeigt haben. Manchmal sieht man nur einzelne ganz kleine Pigmentkörnchen liegen, in anderen Fällen befinden sich größere Massen des Pigmentes von äußerst verschiedener Form neben den Augen. Oft sind die einzelnen Augen durch das Pigment miteinander verbunden. An lebenden Tieren ist es manchmal nicht leicht, die Augen von den Ansammlungen des Pigmentes zu unterscheiden. An Schnitten erkennt man sofort die becherförmigen Augen. Wie die Verteilung des Pigmentes sich ändert, kann aus folgendem Beispiel ersehen werden (Fig. 2).

Wie die Verlagerung des Pigmentes geschieht und worin der Grund dieser Erscheinung liegt, konnte nicht ermittelt werden.

Child[6]) beschreibt für die nordamerikanische *Stich. assensoriatum* Montgomery dieselbe Erscheinung. Man muss noch zufügen, dass Böhmig, welcher den Bau der Augen von *Stich. graecense* untersucht hatte, gar nichts von der Zerstreuung des Pigmentes erwähnt; auch bei Mrázec (op. cit.) fehlen die Angaben darüber. Über die anderen Arten von *Stichostemma* (*Stich. eilhardi* und *Stich. lacustre*) wird von den Autoren nichts derartiges mitgeteilt.

Bei dem Rüsselapparat ist an einem Exemplare eine Abnormität beobachtet worden, welche auch von Mrázec angeführt wird; es befinden sich nämlich an einer Basis zwei Hauptstilete (Fig. 3).

Stich. graecense ist ein Hermaphrodit, doch lässt sich das Vorhandensein von beiderlei Geschlechtsprodukten nicht so leicht konstatieren. An lebenden Exemplaren kann man die Eier, besonders wenn sie groß sind, auch bei schwacher Vergrößerung und sogar mit bloßem Auge wahrnehmen. Was die Spermatozoen anbetrifft, so sind sie an lebenden Tieren nur in seltenen Fällen zu sehen und auch an Schnitten findet man in den Gonaden oft nur die verschiedenen Entwickelungsstadien weiblicher Geschlechtsprodukte. Nach Böhmig entwickeln sich bei *Stich. graecense* die beiderlei Geschlechtsprodukte gleichzeitig. An meinen Präparaten finden sich ebensolche Bilder wie bei dem letztgenannten Autor. Die Gonaden, welche eine ansehnliche Größe erreicht haben, enthalten reife Spermatozoen. Solche Gonaden, wo ausschließlich männliche Geschlechtsprodukte vorhanden wären, habe ich nie getroffen. Demnach könnte man vielleicht annehmen, dass hier eine Protogynie vorliege; aber um das behaupten zu können, müsste man recht viele Individuen verschiedenen Alters und verschiedener Jahreszeiten untersuchen, was meinerseits nicht ausgeführt werden konnte. Neuerdings hat Oxner[7]) bei einer verwandten marinen Nemertine *Oerstedia rustica* Joubin einen beständigen Hermaphroditismus während des ganzen Jahres beobachtet.

Fig. 3. Zwei Stilete an einer Basis. Zeiß F, Oc. 2.

Wie die Befruchtung bei *Stich. graecense* vor sich geht, ist keinem Beobachter zu sehen geglückt. Selbstbefruchtung halte ich für sehr wahrscheinlich, da ein Exemplar in Straßburg nach sechstägigem Aufenthalt in einer kleinen Wasserdose Eier abgelegt hat, die sich entwickelt hatten und augenscheinlich befruchtet waren.

Entwickelung.

Über die Entwickelung der Süßwassernemertinen ist bis jetzt nur von Child[6]) für *Stich. assensoriatum* einiges mitgeteilt worden.

6) The Habits and Natural History of *Stichostemma*. American Naturalist, vol. 35, 1901.

7) Comptes Rend. Acad. Sciences Paris, 1909.

Böhmig und Mrázec konnten die Tiere nicht zum Eierlegen bringen. Mir ist es gelungen, in einem Falle, wie oben erwähnt, entwickelungsfähige Eier zu erhalten. Am 20. Juli legte das Tier 104 Eier ab. Die Eier wurden an einem kleinen Stück Schilf angeklebt, waren von Schleim umgeben und bildeten ein 1 cm langes Gelege, in welchem sie zweireihig angeordnet waren. Das Tier hatte wahrscheinlich seinen ganzen Vorrat von reifen Eiern auf einmal abgelegt.

Die ganz undurchsichtigen kugeligen Eier sind von einer durchsichtigen Hülle umgeben. Die Furchung verläuft fast äqual und führt zu einer regelmäßigen Blastula. Am nächsten Tage ist der Embryo an der ganzen Oberfläche mit Cilien bedeckt und fängt bald an, rotierende Bewegungen auszuführen. Es bildet sich am

Fig. 4.

Ei mit reifem Embryo, nach Leben gezeichnet. Zeiß B, Oc. 2.

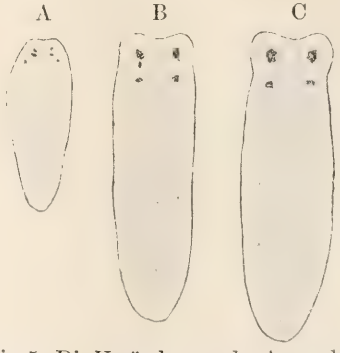


Fig. 5. Die Veränderung der Augen bei den jungen *Stichostemma graecense.* A — 27. VII, B — 13. VIII, C — 22. VIII.

dritten Tage eine zweite innere Hülle, die aus mehreren feinen Schichten besteht. Da die dotterreichen Eier, wie gesagt, undurchsichtig sind, so können die inneren Entwickelungsprozesse an lebenden Eiern nicht beobachtet werden. Am Schluss der Embryonalentwickelung ist der Dotter schon größtenteils verbraucht und der Embryo wird etwas durchsichtiger; man bemerkt alsdann den Darmkanal und drei paar Augen; die zwei vorderen sind größer als das hintere. Die Embryonen fangen an, sich sehr stark auszustrecken und zusammenzuziehen und befreien sich schließlich von der inneren Hülle (Fig. 4). Die ganze Embryonalentwickelung dauert 6, 7 oder 8 Tage; die Tierchen schlüpften nämlich nicht alle auf einmal heraus. Während der Entwickelung gingen viele Eier infolge der Infizierung mit Pilzen und Bakterien zugrunde. Die eben ausgeschlüpften Nemertinen sind länglich-oval, am Hinterende zugespitzt, 0,5—0,7 mm lang und schwimmen sehr rasch im Wasser herum. Anfangs sind bei ihnen nur die Nebenstilete ausgebildet (je zwei

beiderseits). Bald kommt die Stiletbasis zum Vorschein und endlich bemerkt man auch das Hauptstilet auf der Basis. Ich halte es für sehr wahrscheinlich, dass eins von den Nebenstileten zum Hauptstilet wird, wie es auch Bürger für andere Metanemertinen beschrieben hat, obgleich ich den Prozess der Verlagerung des Stiletes nicht direkt beobachtet habe.

An der Stelle, wo das Hauptstilet sich befindet, sind keine Zellen vorhanden, welche als Bildungszellen des Stilets angesehen werden könnten. Hier liegen nur einzellige Drüsen, deren Sekret die Stiletbasis liefert. Die Nebenstilete werden in besonderen Taschen (einzellige Drüsen) gebildet. Montgomery findet in den Nebenstilettaschen von *Stich. eilhardi* mehrere Kerne, bei *Stich. graecense* sind sie aber sicher einkernig. Somit schließe ich mich der Meinung Bürger's an, dass die Nebenstilete der Metanemertinen als Ersatzstilete aufzufassen sind.

Die jungen Nemertinen lebten bei mir über einen Monat in kleinen Schalen. Während dieser Zeit verschmelzen allmählich die zwei vorderen Augenpaare miteinander, so dass die Tiere, die 1 mm lang sind, bloß vier Augen haben; das vordere Paar ist größer, das hintere kleiner (vgl. Fig. 5). Wie es schon oben erwähnt worden ist, besitzen die erwachsenen Tiere meistenteils drei Paar Augen, es bildet sich also von neuem das hintere Paar. An einem 1 mm langen Exemplare, welches in Aquarien aufgefunden worden war, konnte ich die Bildung eines hinteren Auges durch die Abtrennung vom mittleren verfolgen. Die Abtrennung ist im Laufe einiger Tage vor sich gegangen. Eine ähnliche Teilung der Augen ist bei Polycladen (Lang) und Tricladen (Hesse) beobachtet worden.

Die Embryonalentwickelung unserer Nemertine ist eine direkte und besitzt keine Anklänge an irgendeine Metamorphose. Bei der nahe verwandten Metanemertine *Prostoma* (*Tetrastemma*) *vermiculus* schlüpft nach den Untersuchungen von Lebedinsky[8]) aus dem Ei ein Embryo aus, der viel weniger entwickelt ist als bei *Stich. graecense*; ihm fehlen noch die Augen und er ist am Vorderende mit einem Schopf von langen Cilien versehen (eine Reminiszenz an Pilidium). Bemerkenswert ist der Umstand, dass bei *Prostoma vermiculus*, während der postembryonalen Entwickelung drei Augenpaare angelegt werden. Da das fertige Tier aber bloß vier Augen besitzt, so muss man annehmen, dass eine Verschmelzung von zwei Augenpaaren auch hier, wie bei *Stich. graecense* stattfindet.

Vorkommen und Lebensweise.

Die ersten Exemplare der Nemertine wurden zufällig in Aquarien des Zoologischen Instituts zu Heidelberg, in welchen das Wasser

8) Beobachtungen über die Entwickelung der Nemertinen. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 49, 1897.

aus dem Neckar genommen wurde, aufgefunden. Später aber beim sorgfältigen Nachsuchen im Neckar (an der neuen Neckarbrücke) gelang es mir, die Tiere an der Unterseite der im Wasser am Ufer liegenden Steine zu entdecken. Es ist überaus schwer, die Tiere zu bemerken, da sie beim Herausnehmen der Steine aus dem Wasser als unscheinbare gelbliche oder rötliche Klümpchen erscheinen. Im ganzen fand ich zehn Exemplare, von welchen die meisten im August gesammelt worden sind.

In Straßburg, wie schon gesagt, fand ich die Nemertine in dem an verschiedenen Wassertieren überaus reichen Tümpel im Garten des Botanischen Instituts. Schon seit mehreren Jahren ist die Nemertine von dem Personal des Zoologischen Instituts mehrmals gefunden und sogar zu Demonstrationszwecken gebraucht worden. Durch den liebenswürdigen Hinweis von Prof. Goette auf die Nemertine aufmerksam gemacht, untersuchte ich genauer das Wasser mit verschiedenen Pflanzen (Schilf etc.), welches aus einer Stelle des Tümpels stammte, und mit Erfolg, da ich in der Zeit vom 7. bis zum 27. Juli 33 Exemplare von *Stich. graecense* gesammelt habe. Am leichtesten sind diejenigen Exemplare zu bemerken, die an der Oberfläche und an den Wänden des Wasserbehälters erscheinen. Es ist mir aber auch gelungen, die Tiere an den Pflanzen zu finden, an welchen sie sich wahrscheinlich auch im Freien aufhalten. Es sind nämlich modernde Schilfstengel und Blätter. Auch in diesem Falle muss man äußerst sorgfältig die Pflanzen durchsehen, um die denselben an Farbe ähnlichen Tiere zu bemerken.

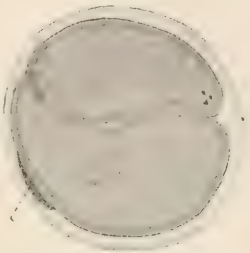


Fig. 6. Zyste nach Leben gezeichnet. Zeiß B, Oc. 2. *e* — ausgeschiedene Exkremente.

Die Tiere können gut auch in ganz kleinen Wasserbehältern längere Zeit leben. Es kommt aber oft vor, dass die Tiere aus dem Wasser herauskriechen, auf den Wänden des Behälters verweilen und bald eintrocknen. Diese negative Hydrotaxis ist hier also den Tieren lebensgefährlich; worin der Grund, dass sie überhaupt das Wasser verlassen, liegt und weshalb sie nicht zurück ins Wasser kriechen, bleibt ganz unverständlich.

Was die Ernährung von *Stich. graecense* anbetrifft, so habe ich bis jetzt in dieser Beziehung keine Erfahrung gemacht. Böhmig sagt, dass er im Magen des Tieres Reste von Copepoden u. dgl. gefunden hatte. Auch Mrázec gibt zwei Tubificidenarten als Nahrung von *Stich. graecense* an.

Ich habe aber nie im Darme irgendwelche Reste von Tieren gefunden und auch nicht gesehen, wie das Tier seine Beute erhascht und verzehrt. Niemals ist mir ein Tier mit ausgestülptem

Rüssel aufgefallen. Für *Stich.* (*Emea*) *lacustre* beschreibt du Plessis[9]) sehr ausführlich, wie die Tiere den Rüssel ausstrecken, die Beute fangen und sie aussaugen.

Mrázec hat die Zysten von *Stichostemma* beschrieben. Ich habe ebenfalls die Zysten beobachtet und da keine Abbildung derselben vorliegt, so gebe ich eine solche (Fig. 6).

Geographische Verbreitung.

Durch den Fund von *Stich. graecense* in dem Bache Rokytka bei Prag durch Mrázec sowie durch den meinigen im Neckar ist die frühere Meinung von der möglichen Einschleppung der *Stich. graecense* aus irgendeiner (tropischen) Gegend endgültig widerlegt.

Was das Vorkommen der Nemertine im Teiche des Botanischen Instituts in Straßburg anbelangt, so muss auch in diesem Falle angenommen werden, dass die Nemertine hier nicht eingeschleppt worden ist. Der Tümpel stammt nämlich aus einem ehemaligen Festungsgraben, der in Verbindung mit dem Flusse Ill (Nebenfluss vom Rhein) stand. Es ist daher höchstwahrscheinlich, dass die Nemertinen auch im Ill vorkommen; der Umstand aber, dass sie da bis jetzt nicht aufgefunden worden sind, steht wohl im Zusammenhange mit den Schwierigkeiten, die Nemertinen in Flüssen aufzusuchen.

Das Leben in den Tümpeln mit reichem Pflanzenwuchs ist augenscheinlich für die Nemertine viel günstiger; sie pflanzt sich hier verhältnismäßig stark fort und ist daher leichter zu finden als in den Flüssen. Vermutlich kommt *Stich. graecense* auch im Rhein vor. In der Schweiz ist eine andere Art, *Stich. lacustre* du Plessis, im Genfersee, Züricher see und in Mooren bei Basel verbreitet. Es wäre sehr interessant, die geographische Grenze zwischen den beiden Arten festzustellen.

Zykow[10]) hat eine Nemertine in der Wolga bei Saratow gefunden, welche seiner Meinung nach auch *Stich. graecense* ist. Außerdem glaube ich behaupten zu können, dass die in mehreren Orten Deutschlands und Frankreichs gefundene *Stich. clepsinoides* Ant. Dugès[11]) sehr wahrscheinlich mit *Stich. graecense* identisch ist. Die Beschreibungen von *Stich.* (*Prostoma*) *clepsinoides*, die in der Literatur vorliegen, sind äußerst mangelhaft. Als das einzige Unterscheidungsmerkmal von *Stich. clepsinoides* wird angegeben, dass die Geschlechter getrennt seien. Nun habe ich oben erwähnt, wie schwer es ist, bei Nemertinen festzustellen, ob wir mit einem hermaphroditischen Tier zu tun haben oder nicht. Ohne Schnittmethode kann man Geschlechtsverhältnisse bei *Stichostemma* eigent-

9) Organisation et genre de vie de l'*Emea lacustris*. Revue Suisse de Zoologie, t. 1, 1893.

10) Über die Nemertine des Wolgaflusses bei Saratow. Zool. Anz. 1901, Nr. 689.

11) Annales d. Sciences Natur., v. 15, 1828 und v. 21, 1830.

lich gar nicht erkennen. Alle Angaben über die Getrenntgeschlechtlichkeit von *Stich. clepsinoides* sind aber ohne Schnittmethode ausgeführt worden, da sie meistenteils von alten Autoren stammen. Falls die Richtigkeit meiner Voraussetzung sich herausstellen würde (es kann nur durch das Auffinden von *Stich. graecense* in den für *Stich. clepsinoides* angegebenen Orten geschehen), so hätten wir in *Stich. graecense* eine Art, welcher eine sehr weite geographische Verbreitung zukommt. Weiteres Nachsuchen der Nemertinen in verschiedenen Flüssen, Seen und Teichen wird überhaupt vermutlich ergeben, dass unsere Tiere keine so seltene Erscheinung im Süßwasser sind, wie man gewöhnlich annimmt[12]).

Die Frage nach der Abstammung von Süßwassernemertinen ist von Montgomery[13]) und de Guerne (op. cit.) besprochen worden. Dass die Süßwasserformen von den marinen abstammen, ist natürlich ohne weiteres anzunehmen; und zwar ist es wahrscheinlich, dass die Vertreter der artenreichen marinen Gattung *Prostoma* (*Tetrastemma*) als Vorfahren der *Stichostemma*-Arten angesehen werden können.

Sind nun die Vertreter der Gattung *Stichostemma* als Relikten oder als Eindringlinge in die Süßwasserbecken anzusehen? Diese Frage ist natürlich nicht leicht zu beantworten; für *Stich. graecense* muss sie, meiner Ansicht nach, im letztgenannten Sinne entschieden werden, da Reliktennatur der Wasserbecken, in welchen *Stich. graecense* vorkommt, nicht angenommen werden kann. Die Fähigkeit der Enzystierung kann eine gewisse Rolle in der passiven Verbreitung der Nemertine spielen.

St. Petersburg, den 17. März 1910.

Ontogenetische und phylogenetische Betrachtungen über die parasitische Koloniegründung von Formica sanguinea.

Von H. Viehmeyer, Dresden.

Seitdem im Jahre 1905 von Wheeler und Wasmann der temporäre Parasitismus der *Formica*-Arten *consocians* und *truncicola* nachgewiesen worden ist, mühen wir uns, die Gründungsgeschichte der Kolonien von *F. sanguinea* klarzustellen. Man kann nicht be-

12) Nach einer mündlichen Mitteilung von Prof. F. Doflein ist auch in der Umgegend von München eine Nemertine (möglicherweise ebenfalls *Stich. graecense*) in einem Tümpel gefunden worden. Ich möchte noch zufügen, dass in der neulich erschienenen „Süßwasserfauna Deutschlands", herausgeg. von A. Brauer (Heft 19, Nemertini, von R. Hartmeyer, 1909) keine weiteren Angaben über das Auffinden von Süßwassernemertinen in Deutschland vorliegen. (Zusatz bei der Korrektur.)

13) The Derivation of the Freshwater and Land Nemerteans and allied Questions. Journal of Morphology, v. X, 1895.

haupten, dass dieses Mühen ganz vergebens gewesen ist; zu vollkommen sicheren und eindeutigen Ergebnissen hat es aber bis jetzt noch nicht geführt. Zweifellos ist heute nur eins: die Unmöglichkeit der selbständigen Koloniegründung von *F. sanguinea*. Vom Hochzeitsfluge kommende junge Weibchen, die man einzeln in kleinen, mit feuchter Erde beschickten Gläschen hält, sterben regelmäßig nach kürzerer oder längerer Frist, ohne zur Koloniegründung gekommen zu sein. Reste der zur selbständigen Koloniegründung gehörigen Instinkte sind allerdings bei ihnen noch zu erkennen. Die Weibchen beschäftigen sich mit Erdarbeiten, aber ihre Tätigkeit macht den Eindruck des Planlosen. Ganz selten nur kommt es zur Eiablage. Die Eier werden an irgendeiner Stelle des Behältnisses verloren und entweder vernachlässigt oder gefressen. Auch die auf die Pflege der ersten Stadien der Brut bezüglichen Instinkte sind noch nicht völlig erloschen. Ich sah, dass ein *sanguinea*-Weibchen bei einer Störung zwei am Vortage gelegte Eier ergriff und in den Kiefern forttrug. Dass alle diese Instinktrudimente aber nicht zur Aufzucht der eigenen Brut ausreichen, beweisen meine Versuche mit ganz jungen *sanguinea*- und *fusca*-Larven, die ich befruchteten Weibchen der Raubameisen zur Pflege gab. Die Weibchen kümmerten sich nicht um sie oder betrachteten sie als Beutetiere und fraßen sie auf. Anders verhielten sie sich halb- und ganzerwachsenen Larven gegenüber; diese wurden regelrecht eingebettet. Die fertigen Puppen wurden aber bei weitem nicht mit der Sorgfalt behandelt, die wir an den Weibchen der Arten mit selbständiger Koloniegründung wahrnehmen. Von einer eigentlichen Brutpflege kann also bei den Weibchen von *F. sanguinea* keine Rede sein. Morphologisch findet diese Untüchtigkeit zur Aufzucht der eigenen Brut ihren Ausdruck in der relativ geringen Größe der Weibchen und dem sehr wenig umfangreichen Hinterleibe.

Die abhängige Koloniegründung ist damit für *F. sanguinea* sichergestellt; es fragt sich nur, in welcher Form sie vor sich geht.

Drei Arten der Koloniegründung von *F. sanguinea*.

In Analogie von *F. consocians* und *truncicola* schrieb man den Weibchen von *F. sanguinea* zunächst das Verfahren der temporär parasitischen Arten zu. Die befruchteten Weibchen sollten also in königinnenlose *fusca*- oder *rufibarbis*-Kolonien eindringen und von den fremden Arbeitern adoptiert werden. Wheeler's[1]) und meine[2]) Experimente schienen dieser Auffassung zu widersprechen. Nach ihnen hatten die *sanguinea*-Weibchen genau denselben räuberischen

1) On the Founding of Colonies by Queen Ants. Bull. Am. Mus. of Nat. Hist. New-York 1906, Vol. XXII, Art. IV, pp. 33—105.

2) Zur Koloniegründung der parasitischen Ameisen. Biol. Centralbl. XXVIII, Nr. 1, 1908.

Charakter, wie er sich durch die bekannten Sklavenjagden bei den Arbeitern der Art dokumentiert. Die Weibchen drangen in die kleinen Versuchskolonien ein, raubten die Puppen und töteten die Arbeiter. Von Adoptionsneigungen war nichts zu bemerken. Das Hauptinteresse der *sanguinea*-Weibchen war gar nicht den Arbeitern, sondern den Puppen der Sklavenart zugewandt, die sie ihren rechtmäßigen Besitzern abnahmen, sammelten, bewachten, und gegen die Angriffe ihrer früheren Eigentümer verteidigten.

Leider geben uns die Beobachtungen in freier Natur nur wenig Anhaltspunkte zur Klärung der Streitfrage. In nur ganz vereinzelten Fällen ist es uns gelungen, frisch gegründete Kolonien von *F. sanguinea* aufzufinden, und dieses geringe Beobachtungsmaterial lässt nicht einmal eine eindeutige Erklärung zu.

Wasmann[3]) berichtet, „dass die jüngsten *sanguinea*-Kolonien, die er während 16 Jahren bei Exaeten fand, stets eine beträchtliche Anzahl alter *fusca*-Arbeiterinnen, aber keine *fusca*-Kokons mehr besaßen. Die jüngste Kolonie (23. Mai 1889) enthielt etwa 90 *fusca* und nur 5 frischentwickelte *sanguinea* mit der Königin der letzteren". Von einem anderen Funde sagt er[4]): „Am 15. September 1887 fand ich, ebenfalls bei Exaeten, eine kleine *sanguinea-fusca*-Kolonie, in welcher die *sanguinea*-Arbeiterinnen höchstens 100, die *fusca*-Arbeiterinnen, lauter sehr große und schöne Individuen, etwa 200 betrugen. Die Königin war ein *sanguinea*-Weibchen, die *sanguinea*-Arbeiterinnen durchschnittlich klein und teilweise noch unausgefärbt, die *fusca* dagegen sämtlich vollkommen ausgefärbte alte Individuen."

Bei der Bewertung dieser Beobachtungen ist zunächst in Rechnung zu stellen, dass sie zu einer Zeit gemacht worden sind, als man sich noch nicht mit der abhängigen Koloniegründung von *sanguinea* beschäftigte. Es ist daher leicht möglich, dass in den Tagebuchnotizen das eine oder das andere für die Erklärung wertvolle Momente nicht die Würdigung fand, die ihm heute zuteil werden müsste.

Das Schwergewicht ruht auf der großen Zahl und dem Alter der *fusca*-Sklaven. Liegt hier kein Irrtum vor, so muss ich Wasmann beistimmen, wenn er glaubt, dass diese Kolonien durch Adoption der *sanguinea*-Weibchen bei *fusca* entstanden sind. Allerdings denke ich mir die Adoption so, dass die *sanguinea*-Weibchen in einer vollständigen *fusca*-Kolonie Aufnahme fanden, dort das Weibchen töteten und sich an seine Stelle setzten.

Nun zeigen aber meine Experimente vom Jahre 1908 deutlich, dass auch noch eine andere Möglichkeit der Koloniegründung be-

3) Weitere Beiträge zum sozialen Parasitismus und der Sklaverei bei den Ameisen. Biol. Centralbl. XXVIII, 1908, p. 370.

4) Ursprung und Entwickelung der Sklaverei bei den Ameisen. Biol. Centralbl. XXV, 1905, p. 203.

steht, nämlich die durch Puppenraub. Die Weibchen dringen in kleine Kolonien oder Koloniefragmente von *F. fusca* (*rufibarbis*) ein, rauben einige Puppen und erziehen sich daraus Hilfsameisen, mit deren Unterstützung dann die *sanguinea*-Brut aufgezogen wird. Noch heute erfreut sich eine der vielen im Versuchsneste auf diese Weise erzielten Kolonien in meinem Garten des besten Wohlseins. Sie war kurz nach dem Ausschlüpfen der *fusca*-Arbeiterinnen in Freiheit gesetzt worden, überwinterte gut und gedieh ohne irgendwelche Unterstützung (Puppengaben)[5]. Wie ich schon letzthin hervorgehoben habe, schätze ich die Beweiskraft unserer Experimente nicht allzuhoch ein. Bei dem mehr oder weniger hypothetischen Charakter dieser Auseinandersetzung muss aber doch auch diese Möglichkeit erwogen werden, zumal sie dem Charakter der Art am meisten entspricht. Zu betonen ist, dass bei dieser Form der Koloniegründung die Beobachtung in der freien Natur stets versagen muss, da hinterher kaum festgestellt werden kann, ob die älteren Arbeiterinnen der Hilfsameisen aus geraubten Puppen stammen oder ob sie die Königin adoptierten.

Kürzlich habe ich diesen beiden Formen der Koloniegründung eine dritte zugesellt[6]. Das befruchtete *sanguinea*-Weibchen gesellt sich zu einem ebensolchen *fusca*- oder *rufibarbis*-Weibchen, das die beiderseitigen Gelege aufzieht. Hat die Brut das Puppenstadium erreicht, so tritt eine Separierung der Kolonien ein. Die Beobachtungsgrundlagen für diese neue Hypothese sind zwei ganz junge *sanguinea*-Kolonien, die eine mit *rufibarbis*, die andere mit *fusca* als Hilfsameisen. In beiden Fällen war die Zahl der Arbeiterinnen, namentlich gegenüber den Wasmann'schen Beobachtungen außerordentlich gering, ihre Größe auffallend klein und die Herrenart nicht jünger, bei der einen Kolonie sogar ca. 14 Tage älter als die Sklavenart. In der *sanguinea-fusca*-Kolonie war noch das *fusca*-Weibchen vorhanden.

Der Hinweis auf das Alter der Hilfsameisen genügt allein, um zu erkennen, dass hier weder von Adoption noch von Puppenraub die Rede sein kann. Die einzige mir mögliche Erklärung ist eben die Allianz der Weibchen.

Ich habe in verschiedenen Experimenten mit Erfolg versucht, *sanguinea*- und *fusca*-Weibchen zu alliieren und will hier nur einige Worte zur weiteren Charakterisierung dieser Allianz hinzufügen. Das Benehmen der *sanguinea*-Weibchen glich fast durchaus dem befruchteter Weibchen von *truncicola* unter *fusca*-Arbeiterinnen; es unterschied sich von ihm nur dadurch, dass die *sanguinea* nicht

5) Über das weitere Schicksal der Kolonie siehe Nachtrag p. 579.

6) Beobachtungen und Experimente zur Koloniegründung von *Formica sanguinea* Latr. Zeitschr. f. wiss. Insektenbiol. V, 1909. Heft 11 u. 12.

ganz so duldsam gegen die Angriffe der *fusca*-Weibchen waren. Hinter aller Friedlichkeit schien doch immer die überlegene Kraft zu stehen, die durch zu starke Abwehr herausgefordert, dem *sanguinea*-Weibchen naturgemäß zum Siege verhelfen musste. Der schließliche Friede beruhte also bei den beiden Alliierten nicht auf vollkommen gleicher psychologischer Basis. Die offenbare Stärke gab dem Gebahren der *sanguinea* etwa das eines siegreichen, aber großmütigen Feindes; die Ohnmacht der *fusca* prägte ihrem Benehmen eine gewisse Hilflosigkeit und Ergebung in das Unabänderliche auf. Dieses eigentümliche Verhältnis kam auch sehr deutlich darin zum Ausdruck, dass Beleckungen, überhaupt Liebkosungen, nur von seiten der *sanguinea* wahrgenommen wurden, die *fusca* verhielten sich ganz passiv.

Leider ist es mir bis jetzt noch nicht gelungen, die Versuche bis zur Separierung der Kolonien fortführen zu können. Bei meinem letzten Experimente starb das *sanguinea*-Weibchen, als fünf Puppen fertig waren. Die Todesursache war nicht zu ermitteln. An der Brutpflege hatte das Raubameisenweibchen nicht teilgenommen. Es hielt sich gewöhnlich außerhalb, aber in nächster Nähe des kleinen Erdloches auf, in dem das *fusca*-Weibchen seinen Pflichten oblag. Bei Störungen verschwand es schleunigst unter der Erde. Als die ersten Puppen fertig waren, trat eine Änderung in dem Verhalten des *sanguinea*-Weibchens insofern ein, als es von jetzt ab öfter als bisher in dem gemeinsamen Neste weilte. Niemals aber sah ich beide Weibchen Leib an Leib gedrückt, wie es vor der Eiablage recht häufig, während der Brutpflege seltener zu bemerken war. Immer saßen sie, durch das Puppen- und Larvenhäufchen getrennt, einander gegenüber. *Fusca* hatte den hinteren Teil des Erdloches, *sanguinea* den vorderen besetzt. Streitigkeiten habe ich nicht bemerkt. Eine Änderung in dem gegenseitigen Verhalten war aber unverkennbar auch aus der großen Ängstlichkeit zu schließen, mit der das *fusca*-Weibchen jede Berührung mit dem von *sanguinea* vermied. Öfter fand ich auch das Puppenlager in zwei getrennte Häufchen gesondert, deren jedes von einem Weibchen bewacht wurde. Die Trennung ist wohl von *sanguinea* ausgegangen; denn sowie das Raubameisenweibchen seine Puppen auf einen Augenblick verließ, versuchte *fusca* dieselben den ihrigen wieder hinzuzufügen. Allem Anscheine nach stand also die Separierung der beiden Kolonien nahe bevor. Nach dem Tode der *sanguinea* wurde das *fusca*-Weibchen recht lebendig. Leider fraß es aber einige Tage später zwei Puppen auf, ohne dass es mir festzustellen möglich war, welcher Art sie angehörten. Die Artangehörigkeit der übrigen drei Puppen steht noch aus[7]).

7) Siehe Nachtrag p. 580.

Nach unseren bisherigen Erfahrungen müssen wir also drei verschiedene Möglichkeiten der Koloniegründung von *F. sanguinea* annehmen: durch Adoption, durch Puppenraub und durch Allianz mit darauffolgendem Puppenraube. Diese drei Formen der abhängigen Koloniegründung folgen aber nicht derart aufeinander, dass eine die andere ablöst, sie sind auch nicht direkt auseinander entstanden, sondern wir haben in ihnen augenscheinlich nichts anderes zu sehen als Anpassungen an die jeweiligen Verhältnisse, in denen sich die zur Koloniegründung benötigten Hilfsameisen befinden.

Die befruchteten Weibchen von *sanguinea* brauchen zur Gründung ihrer Kolonien die Hilfe der *fusca* oder *rufibarbis*. Welchen Weg sie bei der Koloniegründung einschlagen müssen, hängt von den Hilfsameisen ab. Treffen die Raubameisenweibchen auf eine schwache Hilfsameisenkolonie mit Puppen, so gelingt es ihnen wohl auch heute noch, durch Raub einige Puppen in Besitz zu bekommen, die sie zu Ammen ihrer zukünftigen Brut erziehen. Meinen Beobachtungen nach scheint der Hochzeitsflug von *sanguinea* etwas später als der von *fusca* stattzufinden. Es ist daher leicht möglich, dass die Raubameisenweibchen schon erste Kolonieanlagen von *fusca* fanden, deren Brut bereits bis zum Puppenstadium gelangt war. Hier war die Beraubung natürlich sehr leicht. Andere noch nicht so weit gediehene Kolonieanfänge der Hilfsameisen gaben keine Möglichkeit mehr zum Puppenraube. Den Weibchen dieser Kolonien zwangen die Raubameisen ihre Gegenwart bis zu dem Zeitpunkte auf, wo deren Larven zur Einbettung kamen und beraubten sie dann. Daraus mag sich allmählich die Gewohnheit entwickelt haben, sich dem Weibchen der Hilfsameisen zu alliieren und ihm die Aufzucht der eigenen Eier in Gemeinschaft mit denjenigen der Sklavenart zu überlassen.

Wesentlich anders liegen die Verhältnisse, wenn die *sanguinea*-Weibchen auf eine starke Kolonie von Hilfsameisen stoßen. Der Puppenraub hat hier keine Aussicht auf Gelingen. Die Weibchen müssen darum ganz andere Wege gehen und auf friedlichem Wege zu erreichen suchen, was die Kraft nicht mehr erzwingen kann. Vorbereitet mag die Koloniegründung mittelst Adoption durch die Allianzbestrebungen sein. Andererseits liegt in der Überzahl der Hilfsameisen ganz allein schon eine psychologische Nötigung zu einem anderen Verhalten der Weibchen, so dass die Koloniegründung durch Adoption den anderen beiden Arten gegenüber nicht gar so einzigartig dasteht.

Wir müssen jetzt noch die Frage erörtern, wie sich die Phylogenie der parasitischen Koloniegründung von *F. sanguinea* gestaltet.

Zur Phylogenie der parasitischen Koloniegründung von *F. sanguinea*.

Wasmann vertritt bekanntlich den Standpunkt, dass die Raubstaaten von *F. sanguinea* ontogenetisch und phylogenetisch aus Adoptionskolonien hervorgegangen sind. Er leitet *F. sanguinea* von *F. rufa* ab, wenigstens sollen die Raubameisen ein *rufa*-ähnliches Stadium durchgemacht haben. Die Schweizer Beobachtungen Wheeler's[8]) lassen kaum einen Zweifel darüber, dass *rufa* ihre Kolonien durch Adoption gründet; sie ist also gleich ihren beiden Rassen: *pratensis* und *truncicola* eine temporär parasitische Art. Diese Ableitung der *sanguinea* von parasitischen Vorfahren benutzt Wasmann erstens, um eine psychologische Erklärung für die Entstehung der Sklaverei zu geben und zweitens, um die Entstehung des sozialen Parasitismus bei den Raubameisen zu begründen.

Schon Darwin[9]) hat versucht, die Entwickelung des eigenartigen Sklavereiinstinktes zu erklären. Er meint, dass die Puppen ursprünglich nur als Futter eingetragen wurden. Als sich aber die zufällig aufgezogenen fremden Ameisen der Kolonie als nützlich erwiesen, wurde die Gewohnheit, Puppen als Futter einzusammeln, durch die natürliche Zuchtwahl verstärkt und für den Zweck, Sklaven zu erziehen, abgeändert und dauernd befestigt.

Wasmann[10]) betont dagegen, dass aus dem zufälligen Vorkommnis der Aufzucht fremder Puppen kein erblicher Instinkt entstehen könne, weil die Königinnen der Kolonien an der Ausübung des neuen Instinktes nicht teilnahmen, ihn also auch nicht vererben konnten. Eine indirekte Selektion durch Auswahl jener Kolonien, in deren Keimesanlage die Fähigkeit zur Erziehung von Arbeiterinnen, welche die neuen Instinktanlagen besaßen, zufällig vorhanden war, sei zu umständlich und zu weit hergeholt. Seiner Ansicht nach wurde der Grund für den Sklavereiinstinkt in dem *rufa*-ähnlichen Adoptionsstadium gelegt. In diesem hypothetischen Stadium der unselbständigen Koloniegründung erwarben die *sanguinea* erst die instinktive Neigung, Arbeiterpuppen eben jener fremden Ameisenarten zu rauben und aufzuziehen, mit deren Hilfe sie ihre Kolonien heute gründen.

Nun ist aber die Aufzucht fremder Puppen in den Kolonien der Raubameisen durchaus kein zufälliges Ereignis, sondern mit Naturnotwendigkeit durch die aufblühenden räuberischen Gewohnheiten gegeben. Die Überfülle der zu Ernährungszwecken geraubten

8) Observations on some European ants. Journ. New-York, Gent. Soc. XVII, Nr. 4, Dezember 1909.

9) Entstehung der Arten, Reclam, p. 350.

10) Ursprung und Entwickelung . . ., p. 120 u. 281. — Weitere Beiträge . . ., p. 439. — Über den Ursprung des sozialen Parasitismus, der Sklaverei und der Myrmekophilie bei den Ameisen. Biol. Centralbl. XXIX, 1909, p. 626.

Brut drängte ganz von selbst zu der Aufzucht. Ermöglicht wurde sie durch die nahe Verwandtschaft von Räubern und Beraubten, die ein Übergreifen der Brutpflegeinstinkte auf die im Neste ausschlüpfenden fremden, aber verwandten Arbeiterinnen als sehr naheliegend und durchaus den natürlichen Verhältnissen nicht widersprechend erscheinen lässt. Weiter nahmen die Königinnen von *F. sanguinea* ursprünglich zweifellos an den Raubzügen ihrer Kolonien teil, darauf weisen die noch heute bei ihnen vorhandenen und ausgeübten räuberischen Instinkte hin. Die Weibchen der Raubameisen waren also sehr wohl imstande, den neuerworbenen Sklavereiinstinkt zu vererben. Endlich hat Wasmann[11]) es nicht jederzeit für nötig gefunden, die Entstehung der Sklaverei aus parasitären Gewohnheiten abzuleiten, denn bei *Harpagoxenus* soll, wie auch er annimmt, der Puppenraub aus diebischen und räuberischen Gewohnheiten direkt und ohne Vermittlung eines Adoptionsstadiums entstanden sein.

Wir haben also durchaus nicht nötig, den Sklavereiinstinkt von *F. sanguinea* auf einen früheren temporären sozialen Parasitismus zu gründen, und wäre er auch nur ein fakultativer. Wir können vielmehr Darwin ruhig zustimmen; die ursprünglich räuberischen Gewohnheiten der Art genügen vollkommen, um die Entstehung der Sklaverei begreiflich zu finden.

Auch für die Entwickelung des sozialen Parasitismus bei *F. sanguinea* ist ein vorausgegangenes *rufa*-ähnliches Stadium durchaus unnötig. Der soziale Parasitismus ist zweifellos eine Degenerationserscheinung und als solche charakterisiert durch eine relativ schwächliche und kleine Körperkonstitution der betreffenden Weibchen und durch den Mangel der normalen Brutpflegeinstinkte. Überall also, wo dieser soziale Parasitismus auftritt, haben wir es mit einem Herabsinken der Art zu tun, auch dort, wo, wie bei *F. sanguinea* und *Polyergus*, das Räuberhandwerk und die Sklaverei noch in der Aufwärtsbewegung begriffen, resp. auf dem Höhepunkte angelangt sind. Alle diese Arten sind durch die bei der Koloniegründung zutage tretende unbedingte Abhängigkeit von ihren Hilfsameisen in ihrer Ausbreitung stark gehemmt, und je weiter diese Abhängigkeit fortschreitet, desto weniger Aussicht haben sie, ihre Art zu erhalten. Sie sind unrettbar dem Aussterben verfallen. So angesehen, wäre vielleicht die Zweigkoloniebildung von *F. rufa* nicht als eine Einrichtung anzusehen, aus der der soziale Parasitismus der Art resultiert, sondern vielmehr darin ein Mittel zu erkennen, dem Verfalle zu begegnen oder doch die Weiterentwickelung zu sichern. Das sind natürlich müßige Betrachtungen, die eigentlich nur den Zweck haben, zu zeigen, dass auch andere Auffassungen möglich sind.

11) Über den Ursprung . . ., p. 632.

Ich kann mir auch nicht denken, dass an der Definition des sozialen Parasitismus als einer Degenerationserscheinung etwas geändert wird, wenn man ihn als äußerst gering ansieht, wie Wasmann[12]) dies bei seiner hypothetischen *rufa*-ähnlichen Vorstufe für *F. sanguinea* tut. Der Parasitismus kann nie so unbedeutend werden, dass er kein Parasitismus mehr ist. Die räuberischen Gewohnheiten der *sanguinea* geben einen viel besseren und natürlicheren Anknüpfungspunkt für die Entwickelung ihres sozialen Parasitismus, als das Zurückgreifen auf die Zweigkolonien von *F. rufa*. Haben wir die Sklaverei allein auf die Raubinstinkte der Art gegründet, so ist es ganz selbstverständlich, dass wir auch die parasitären Gewohnheiten mit diesen in Zusammenhang bringen müssen. Die Sklaverei ist die Ursache des sozialen Parasitismus und nicht umgekehrt.

Ganz allgemein betrachtet scheint es schon wenig einleuchtend, dass ein werdender Parasit der Ahne eines Räubers sein soll. Nach Handlirsch[13]) dürfte allerdings eine derartige Ableitung keine besonderen Schwierigkeiten machen, obwohl er das Ungewöhnliche derselben dadurch betont, dass er sagt, sie scheine auf den ersten Blick absurd. Er selbst lässt ja die höchststehenden Hymenopteren aus den Ichneumoniden entstehen, deren Larven ausschließlich parasitisch leben. „Es erscheint mir der Ableitung der höheren Hymenopteren aus tiefstehenden phytophagen durch Vermittlung parasitischer Formen vom biologischen Standpunkte kein Hindernis entgegenzustehen . . .“ Meines Erachtens besteht hier aber noch ein großer Unterschied. Bei uns handelt es sich um den Parasitismus der Imago, bei Handlirsch um den der Larven. Der Parasitismus der Larven hat aber mit dem des Insekts absolut nichts zu tun. Wir wissen, dass die Larven sich relativ unabhängig von den Imagines durch Anpassungen an besondere Lebensverhältnisse entwickelt haben[14]). Der Parasitismus der Ichneumonidenlarven ist also ein sekundärer, der meiner Ansicht nach für die Phylogenie der höheren Hymenopteren bedeutungslos ist und gleich gar nicht in Betracht kommt, wo es sich, wie hier, um den sozialen Parasitismus der Formiciden handelt. Übrigens soll die Urform der Ameisen auch nach Handlirsch eine räuberische gewesen sein, er lässt die Formiciden sich aus scoliidenähnlichen Formen entwickeln. Mir scheint, ganz abgesehen von der längst anerkannten Ableitung der Ameisen von den Mutilliden, die Annahme von räuberischen Vorfahren der Ameisen schon allein um deswillen richtig, weil damit der hervorstechendste Charakterzug der Ameisengesellschaften

12) Über den Ursprung . . ., p. 590 in seiner Entgegnung an Emery.

13) Die fossilen Insekten, Leipzig 1906—1908, p. 1282.

14) Vergleiche hierzu: Deegener, Die Metamorphose der Insekten, Leipzig und Berlin 1909.

getroffen wird. Damit wäre nun freilich für die Vorfahren von *F. sanguinea* noch nichts bewiesen.

Welchen Aufschluss gibt uns nun die Ontogenie der Koloniegründung von *F. sanguinea* hierüber? — Wir haben drei verschiedene Wege der Koloniegründung kennen gelernt. Alle drei sind Anpassungen an die unselbständige Koloniegründung, also Entwickelungsstufen des sozialen Parasitismus bei *F. sanguinea*. Obwohl den *sanguinea*-Weibchen heute noch jeder dieser Wege offen zu stehen scheint, zeigen die drei Arten der Koloniegründung uns doch, wie die phylogenetische Entwickelung des sozialen Parasitismus bei den Raubameisen verlaufen ist und welchem Ziele sie zustrebt. Die ursprünglichste Form der Koloniegründung ist offenbar die durch Puppenraub, weil hier noch die der Art eigentümlichen primären räuberischen Instinkte überwiegen. Dann folgt die Verbindung des Puppenraubes mit vorausgehender Allianz. Diese Stufe entspricht schon einer weitergehenden parasitischen Degeneration. Die *sanguinea*-Weibchen erscheinen als relativ schwächliche Wesen, die den Puppenraub nur noch unter gewissen Bedingungen auszuüben vermögen, wenn nämlich an Stelle der Arbeiterinnen eine durch die aufgezwungene Allianz eingeschüchterte Königin der Hilfsameisen tritt. Die dritte Stufe ist die der Adoption mit Tötung der Königin der Sklavenart, also der vollkommene temporäre soziale Parasitismus, wie ihm *F. rufa*, *pratensis*, *truncicola* und jedenfalls auch *Polyergus* huldigen. Dass auch die Amazonenameisen, wenigstens bei uns, ihre Kolonien durch Adoption gründen, darauf scheint mir vor allem Emery's[15]) *Polyergus*-Experiment zu deuten, dann aber auch die Tatsache, dass der ganze Charakter der Amazonenweibchen mehr an *F. truncicola* als an *F. sanguinea* erinnert. Bei der Koloniegründung durch Adoption kommen, entsprechend der wieder weiter fortgeschrittenen parasitischen Entartung, die Raubinstinkte der *sanguinea*-Weibchen überhaupt nicht mehr zur Geltung.

Phylogenetisch entsprechen also die Wege der Koloniegründung den verschiedenen Stufen des sozialen Parasitismus, in denen *F. sanguinea* abwärts schreitet. Die Adoption ist gegenüber den beiden anderen die tiefste Stufe, die der soziale Parasitismus bei *F. sanguinea* erreicht hat. Sie steht am Ende der Entwickelung, nicht etwa am Anfang.

Fassen wir die Hauptpunkte unserer Betrachtung noch einmal zusammen:

1. *F. sanguinea* ist ursprünglich eine Raubameise, ihre Sklaverei und ihr sozialer Parasitismus sind direkt aus ihren räuberischen Gewohnheiten, nicht aus einem vorausgegangenen Adoptionsstadium zu erklären.

15) Nuove osservazioni ed esperimenti sulla Formica Amazzone. R. Acc. Sc. Bologna 1909.

2. Sie gründet ihre Kolonien auf drei verschiedene Arten: durch Puppenraub, durch Allianz mit darauffolgendem Puppenraub und durch Adoption.
3. Ontogenetisch erscheinen diese drei Formen der abhängigen Koloniegründung als Anpassungen an die jeweiligen Verhältnisse, in denen sich die zur Koloniegründung benötigten Hilfsameisen befinden.
4. Phylogenetisch entsprechen sie den Stufen, in denen die Degeneration (der soz. Parasitismus) von *F. sanguinea* fortschreitet.

Nachtrag.

Bedauerlicherweise trifft die Korrektur dieser Arbeit mit dem Erscheinen von Wasmann's „Nachträgen zum sozialen Parasitismus" zusammen. Es wäre mir lieb gewesen, Wasmann hätte meine Darlegungen lesen können, vor allem die Begründung meiner Auffassung der Phylogenie von *Formica sanguinea*; er würde dann gesehen haben, dass ich mich durchaus nicht allein auf das theoretische Axiom: ein Parasit kann nie ein Räuber werden, stütze, sondern meine Schlussfolgerungen vor allem auf den Charakter der Ameise und die ontogenetische Entstehungsgeschichte ihrer Kolonien gründen. Ich fasse *F. sanguinea* als ursprüngliche Raubameise auf, die infolge ihrer räuberischen Gewohnheiten zur Sklaverei und im engsten Anschluss daran zum sozialen Parasitismus gelangt ist. Im Gegensatz zu Wasmann halte ich die Bezeichnung parasitische Koloniegründung für außerordentlich bezeichnend. Dass es sich nicht um einen Parasitismus im engsten Sinne handeln kann, das ist selbstverständlich; aber das Lebensverhältnis der beiden bei der Gründung der Kolonie beteiligten Ameisenarten ist charakterisiert durch die Ausnützung der Hilfsameisen zum Zwecke der Erhaltung der Herrenart. Die Merkmale, die Wasmann für den Parasitismus verlangt, die organische und psychische Degeneration, sind meines Erachtens in der Kleinheit der Weibchen und in dem Verluste der Brutpflegeinstinkte gegeben. Auch die Arbeiter sind entschieden, trotz des Besitzes von mit Kaurand ausgestatteten Kiefern, schon degeneriert und für die ihren Haushalt betreffenden Arbeiten mehr oder weniger untauglich. Das geht sehr deutlich aus der Beobachtung der Seite 572 erwähnten kleinen Versuchskolonie hervor. 1908 war sie durch einen künstlich inszenierten Puppenraub gegründet worden. Sie enthielt ca. 40 *fusca*-Hilfsarbeiter und gedieh im folgenden Jahre (zur Zeit der Niederschrift obigen Manuskriptes) vortrefflich. In diesem Jahre (1910) aber zeigt die kleine Kolonie einen merkwürdigen Stillstand in der Entwickelung. Das alte Nest ist verlassen worden und ein neues unter einem Steine gegründet. Es fehlt dieser Anlage aber fast jede Minierarbeit; es ist einfach die vorhandene Höhlung ausgenützt. Die *fusca*-Sklaven sind alle ge-

storben, die *sanguinea*-Bevölkerung hat sich seit vorigem Jahre nicht vermehrt, und es sind auch nur ein paar mittelgroße Larven und ein kleines Eierpaket vorhanden. Da die Kolonie in meinem Garten ohne jede Störung lebte, aber andernteils auch keine Möglichkeit hat, sich durch Raubzüge neue Hilfsarbeiter zu verschaffen, so kann ich den Grund ihres auffallenden Zurückbleibens in der Entwickelung lediglich in der Abwesenheit von Sklaven suchen.

Wasmann's Parallelsatz: „Aus einem Parasiten kann niemals ein selbständig lebendes Tier werden, wohl aber aus einem selbständig lebenden Tiere ein Parasit; also kann auch die parasitische Koloniegründung niemals zur Bildung selbständiger ungemischter Ameisenkolonien führen," scheint mir nicht stichhaltig zu sein. Gewiss kann man die Ameisengenossenschaft einer Kolonie als einen Organismus auffassen, aber man hat in bezug auf die Entwickelung des sozialen Parasitismus zwischen der Degeneration der Weibchen und der der Arbeiter zu unterscheiden. Bei den temporär parasitischen Arten (*F. rufa* u. s. w.) ist zweifellos die Arbeiterschaft viel weniger degeneriert als bei den dulotischen (*F. sanguinea* u. s. w.); infolgedessen ist auch bei den ersteren die Entstehung eines ungemischten Staates noch möglich. Selbständig kann man aber die ungemischten temporär-parasitischen Kolonien auf keinen Fall nennen; denn durch das Aussterben der fremden Arbeiterschaft ist keine neue Kolonie entstanden, und wir können den späteren ungemischten Zustand der Kolonie dem gemischten Anfangsstadium derselben nicht als einen neuen Organismus gegenüberstellen. Richtig gestellt muss der Schlusssatz Wasmann's also lauten: „also kann auch aus einer parasitisch lebenden Ameise niemals eine selbständig lebende werden," zumal es sich um phylogenetische Schlussfolgerungen und nicht um ontogenetische handelt.

Zu Seite 573: Da das *fusca*-Weibchen noch eine weitere Puppe auffraß und die beiden überlebenden *fusca*-Arbeiter ergaben, lässt sich leider nicht feststellen, ob *sanguinea*-Puppen ursprünglich vorhanden waren. Ausgeschlossen ist nicht, dass die gefressenen drei Puppen zu *sanguinea* gehörten.

Über Hirnfurchen und Hirnwindungen.

Von L. Stieda.

Es sind in den letzten Jahren einige sehr bedeutungsvolle Abhandlungen auf dem Gebiete der Hirnanatomie erschienen; in den Fachschriften der Neurologen sind diese Abhandlungen genügend berücksichtigt worden, darüber hinaus aber kaum. Das hängt zum Teil davon ab, dass die betreffenden Abhandlungen schwer zugänglich sind, zum Teil auch, weil das größere Publikum, das sich wohl für biologische Fragen interessiert, nicht imstande ist, alle Sonderschriften eingehend zu studieren. Deshalb ist es wohl berechtigt,

wenn hier ein kurzes Referat über einige Hirnarbeiten erscheint. Ich beginne mit den Arbeiten des bekannten Dr. Kohlbrugge. Es erscheint um so notwendiger, mit dieser Arbeit zu beginnen, weil die Arbeiten Näcke's auf Kohlbrugge's Ergebnisse Bezug nehmen.

1. Dr. J. H. F. Kohlbrugge, Die Gehirnfurchen der Javanen. Eine vergleichend-anatomische Studie. Amsterdam 1906. 193 Seiten mit 9 Tafeln. Joh. Müller (Verhandelingen der Koninklijke Akademie van Wetenschappen te Amsterdam [Tweede Sectie]). Deel XII. Nr. 4.

Die hier vorliegende Abhandlung des gelehrten Naturforschers und Arztes schließt sich an eine frühere, „die Variationen an der Großhirnfurchen der Affen". Die neue Arbeit bringt eine Rassenanatomie des Gehirns der Javanen und vergleicht außerdem die Gehirnfurchen des Menschen mit denen der Affen. Der Verfasser sagt ausdrücklich: die Gehirnfurchen des Menschen und nicht der Javaner, weil kein anderes als Javanerhirn untersucht werden konnte. Dem Verfasser standen 62 Hirnhemisphären von Javanern zur Verfügung, davon wurden 25 linke Hemisphären genau beschrieben. Die Hemisphären stammten von Männern von 16—30 Jahren; die Männer gehörten alle zur Klasse der Bauern oder ländlichen Arbeiter. Der Verfasser liefert keine Photographien, sondern Zeichnungen, der größeren Deutlichkeit wegen, die durch Zeichnungen erreicht werden kann.

Zunächst gibt der Verfasser einige Betrachtungen über das Gewicht des Gesamtgehirns mit der Pia und den Blutgefäßen. Die Gewichte schwanken zwischen 985 und 1675 g. Das Alter der betreffenden Individuen war 7—50 Jahre. Das Gehirn des 7jährigen Knaben wog 1303 g, das des alten Mannes 985, das Mittel aus den Wägungen von 19 Gehirnen ist 1284 g. — Dass das Gehirn des 7jährigen Knaben schon 1303 g wog, darf uns nicht in Verwunderung setzen; durch die Arbeiten von Marchand wissen wir, dass schon 5jährige Kinder fast das Gehirngewicht Erwachsener haben können. Dann vergleicht der Verfasser das Javanische Mittel mit den verschiedenen, von anderen Autoren bei anderen europäischen wie außereuropäischen Gehirnen gewonnenen Gewichtszahlen — wir können die Zahlen hier nicht wiederholen.

Bemerkenswert sind die Schlüsse, die der Verfasser aus diesen Vergleichen zieht. Er unterscheidet schwerhirnige und leichthirnige Völker — erstere auch außerhalb Europas. Zu den Schwerhirnigen wären die Japaner und Chinesen zu zählen. Es ist behauptet worden, dass mit der Kultur und mit der Intelligenz das Gehirngewicht der Menschen zunimmt und dass mehr Gehirngewicht in irgendwelcher Beziehung zu höher entwickelter Psyche und Kultur stände. Man meinte, von zwei gleich großen Individuen derselben Rasse müsse das Individuum mit größerem Hirngewicht auch größere Intelligenz zeigen (Manouvrier).

Der Verfasser ist anderer Ansicht — er schreibt p. 18: „Ich bedaure, dass diese besonders für berühmte Männer gern verteidigte Auffassung aufkam, und zwar erstens, weil sie gleich der Theorie

der hochstehenden Dolichocephalen in bedenklicher Weise den Chauvinismus anregt und so den Beobachter blendet, zweitens, weil meiner Meinung nach kein Grund dazu vorliegt, diese Beziehung zu fordern.“ — Und weiter: „Es liegt doch mehr auf der Hand, bei Verschiedenheit der psychischen Entwickelung an den Unterschied in der Qualität (feinerer, komplizierterer Bau, vollkommenere Elastizität u. s. w.) als an das Quantum zu denken. Er zitiert einen anderen Autor, dessen Worte wir hier wiedergeben. Weigner (Anat. Heft 71, 1903) schreibt: Wenn also das Gehirngewicht von den somatischen Eigenschaften nicht direkt abhängig ist, so ist es ratsam, von den Versuchen, eine Parallele zwischen Gehirngewicht und psychischer Potenz zu ziehen, abzulassen, weil die Lösung solcher Fragen einer anatomischen reellen Basis vollkommen entbehrt.“ —

Als Vertreter der Ansicht, dass zwischen Gehirngewicht und Intelligenz Beziehungen zu suchen sind, müssen genannt werden: Manouvrier, Buschan, Bolk, Spitzka, Ammon, Matiegka. Spitzka fand für die Hirne von 96 hervorragenden Männern ein Mittel von 1473 g, und in einer späteren Untersuchung für 100 hervorragende Männer 1469,6 g; diese Gehirne würden demnach mit über 100 g über den Durchschnitt der Europäer (1350 g) stehen.

Der Verfasser Kohlbrugge behauptet gegenüber der Ansicht, dass das Gehirn eines intelligenten Menschen größer sein müsse als das eines dummen Menschen, dass Intelligenz und Hirngewicht zwei voneinander unabhängige Größen sind. Er versucht seine Meinung zu begründen. Da es nicht möglich ist, diese sehr interessante Auseinandersetzung ausführlich wiederzugeben, so muss ich mich auf einige kurze Sätze beschränken. Ich empfehle aber allen denen, die sich für diese Streitfrage interessieren, ein eingehendes Studium dieser wenigen Seiten (S. 20—29). Der Verfasser sagt: 1. Es gibt auch berühmte Männer mit niedrigem Gehirngewicht. 2. Das Gehirngewicht nimmt mit der Körpergröße, Muskelentwickelung, dem Knochenbau, dem Ernährungszustand u. s. w. ab und zu. Ein schweres Gehirn bei einem großen Mann (z. B. Bismarck) ist sofort erklärlich, ohne an Gewichtszunahme wegen hochstehender Intelligenz zu denken. 3. Alle berühmten Männer gehören zu wohlhabenden, gut ernährten Klassen – Matiegka fand für das Gehirn der Vertreter höherer Klassen ein Hirngewicht von 1500 g —, es haben die hervorragenden Menschen im Vergleich mit anderen Menschen ihrer Gesellschaftsklasse kein besonders großes Hirn. 4. Mit Rücksicht auf die Verwandtschaft zwischen Genie und Irrsinn erscheint die Frage berechtigt, ob das höhere Hirngewicht berühmter Männer nicht eine pathologische Erscheinung sein kann? (Cuvier, Turgenjew, Helmholz, Guido Gezelle, Richard Wagner u. a.). — Der Verfasser bezweifelt (S. 25), dass die Größezunahme des Kopfes eine höhere Intelligenz andeutet. — Was ist Intelligenz? Für den Verfasser ist der Ausdruck intelligent gleichbedeutend mit reich an eigenen Gedanken, reich an Kombinationsgabe. „Eine Reproduktionsmaschine, es sei, dass sie als Primus in

der Klasse sitzt oder als Chinese umherschweift, kann in meinen Augen nicht zu den intelligenten Leuten gerechnet werden. Für mich ist darum Zunahme des Gehirnvolumens nicht gleichbedeutend mit Intelligenz, vielleicht eher gleichbedeutend mit einer Schattenseite unseres Kulturlebens, den „surmenage intelligent". (Das Hineinziehen des Chinesen in dem oben zitierten Satz spielt auf eine Bemerkung Buschan's an; Buschan hat behauptet, dass der einzelne Chinese auf einer höheren Stufe der Durchschnittsbildung steht als der Deutsche. Kohlbrugge meint dazu, dass er den Söhnen des Reiches der Mitte dieses von Buschan gespendete Lob gönne, dass er aber — auf Grund langjährigen Umganges mit Chinesen — der Ansicht Buschan's nicht zustimme.)

Kohlbrugge geht aber noch weiter: — Wenn man zugibt, dass wirklich das Gehirn durch Kultur (oder Ueberkultur) zugenommen hat, so wünsche er zu wissen, ob in solchem Gehirn wirklich die Nervensubstanz zugenommen habe oder nur das Bindegewebe, oder vielleicht auch nur der Wassergehalt. Zum Schluss macht Kohlbrugge dann noch eine Bemerkung, die freilich sich nicht auf das Gewicht des Hirnes bezieht, sondern auf die Windungen, auf das Oberflächenrelief. Er schreibt (p. 27):

„Etwas tiefer in den Bau des Gehirns berühmter Männer dringen die Studien des Oberflächenreliefs, denen wir jetzt eine Anzahl ausgezeichneter Monographien verdanken; und doch scheinen mir auch diese Studien noch viel zu grob anatomisch zu sein, um auch nur einen Zipfel des Schleiers zu lüften, welcher die Beziehungen zwischen Hirn und Seele bedeckt. Ich bezweifle, ob es den Autoren möglich wäre, das Gehirn eines berühmten Mannes, welches ich mit 20 anderen Gehirnen aus Seziersälen (oder mit Gehirnen von Australiern) mischte, aus diesen herauszufinden; denn aus der ausführlichen Beschreibung der Gehirnfurchen von Gylden, Helmholz und Sonja Kowalewska geht doch hervor, dass ihre Furchen und Windungen sich nicht von denen anderer Gehirne unterscheiden." — —

Der zweite, viel umfangreichere Teil der Arbeit Kohlbrugge's beschäftigt sich mit den Gehirnfurchen und deren Variationen. Es ist hier unmöglich, einen Auszug zu liefern, weil es sich um viele Einzelheiten handelt. Ueberdies gibt der Verfasser selbst keine Zusammenfassung seiner Untersuchungen. Aus der Einleitung zu der Beschreibung der Furchen muss ich aber einiges hervorheben. Der Verfasser kommt zunächst auf die embryonale Entwickelung der Furchen zu sprechen. Eine endgültige Beantwortung der sich hier ergebenden Fragen ist noch nicht gegeben. Als Kräfte oder Ursachen, die die Faltungen des Gehirns (Furchen) bedingen, werden angeführt: der äußere Druck der Schädelkapsel und die verschiedene Energie der Entwickelung der einzelnen Gehirnteile. Weiter meint der Verfasser, dass sich theoretisch noch ein Resultat beider genannten Kräfte als Ursache für eine dritte Gruppe von Furchen konstruieren lasse. Es seien zu unterscheiden primäre und sekundäre Furchen; die primären entstehen durch die eben genannten

Kräfte, äußeren Druck und inneres Wachstum, wohlbemerkt, beherrscht durch den Faktor der Erblichkeit. Sekundäre Furchen sind Parallelbildungen oder kompensierende Querfurchen im Sinne von Retzius, oder sie entstehen unter dem Einfluss benachbarter Furchen. Die Kräfte können nun sagittal oder transversal wirken, — es kann aber ein gewisser Kongruenzstreit zwischen den Kräften entstehen, so dass eine Gruppe von Furchen auf das Gebiet der anderen Gruppe hinüberzieht. Dadurch entsteht eine große Menge von Variationen. Nach der Meinung des Verfassers scheint jede einzelne Furche um ein bestimmtes Mittel zu variieren. Wenn sich dies bestätigen sollte, wenn die gegenseitige Beeinflussung der Furchen anerkannt wird, so können die Variationen auch keine vergleichend-anatomische Erklärung finden. — Es lässt sich gewiss nicht leugnen, dass vielleicht eine Variation sich bei einer Rasse häufiger zeigen wird als bei einer anderen, und dass sich bei der statistischen Methode Unterschiede der verschiedenen Rassen zeigen werden, — aber bei einer genügend großen Anzahl von Gehirnen werden die Unterschiede verschwinden.

Der Verfasser schließt die Einleitung mit folgenden sehr bemerkenswerten Worten (p. 36): „Gilt das für alle Variationen, dann werden die vermeintlichen Rassenunterschiede, welche man nach Untersuchung von 50 Hemisphären der Letten, und 100 Hemisphären der Schweden fand, reine Kunstprodukte sein, es würden alle Unterschiede bei Untersuchungen von je 2000 Hemisphären beider Völker verschwinden; dann wäre damit aber auch die Rassenanatomie der Gehirnoberfläche zu Grabe getragen, und ich kann leider den entmutigenden Gedanken nicht unterdrücken, dass insofern die Resultate auch dieser Arbeit nur rein negativ sein können.“ — Er fährt dann fort: „Möge die Arbeit aber darin ihren positiven Wert finden, dass 1. viel unnütze Arbeit in Zukunft vermieden würde, 2. dass die Arbeit zur Klärung des Begriffes der Variationen beitrage, sei es auch in dem Sinne, dass diese die ihnen früher zuerkannte Bedeutung verlieren.“

Der Verfasser schließt mit der Bemerkung, dass die hier vorgetragenen Schlusssätze das Ergebnis aus den nachfolgenden Einzeluntersuchungen sind. Er hätte deshalb vielleicht die Schlussfolgerung ans Ende setzen können; — aber er sei einer sehr verbreiteten Sitte gefolgt, allgemeine Betrachtungen vorauszuschicken.

Es werden nun ausführlich beschrieben: A, die Furchen der lateralen Flächen des Gehirns (Fissurae cerebri laterales), die Furchen der mittleren, der vorderen Hirnteile, die Furchen der orbitalen Fläche, die Furchen der hinteren und der temporalen Hirnteile, schließlich B, die Furchen der medianen Fläche. — Die Beschreibung ist außerordentlich eingehend und sorgfältig, unter stetem Verweisen auf die 25 Abbildungen, die auf 9 Tafeln stehen. Eine Aufzählung der einzelnen Furchen können wir übergehen: Die Abbildungen sind sehr einfache Skizzen, an denen die Furchen durch Zahlen, die Windungen durch Buchstaben bezeichnet sind.

2. J. H. F. Kohlbrugge, Die Gehirnfurchen Malayischer Völker, verglichen mit denen der Australier und Europäer. Ein Beitrag zur Evolutionslehre. Amsterdam, Joh. Müller, 1909. 50 + CXX nebst 17 Tafeln. (Verhandelingen der Koninklijke Akademie van Wetenschappen to Amsterdam — Tweede Sectie, Deel XV, Nr. 1.)

Die hier vorliegende, außerordentlich sorgfältige und umfangreiche Untersuchungen der Gehirnfurchen der malayischen Völker umfassende Abhandlung schließt sich als Fortsetzung an die früher erschienene Abhandlung über die Gehirnfurchen der Javanen. Der Zweck der Zusammenstellung sollte die Beantwortung der Frage sein, ob sich Rassenunterschiede im Gehirn nachweisen lassen.

Die Abhandlung zerfällt, wie die erste, in zwei Teile. Der erste Teil (S. 3—50) gibt allgemeine Betrachtungen und die Schlussfolgerungen; der zweite Teil (I—CXX) gibt die Variationstabellen.

Das Bedürfnis, Rassengehirne zu untersuchen, liegt längst vor, aber das Material fehlt. Es gibt bis jetzt nur eine Sammlung von Rassenhirnen in Berlin (Waldeyer) und eine zweite Sammlung ist im Besitz des Verfassers. Die Gehirne dieser Kohlbrugge'schen Sammlung sind zum Teil hier beschrieben; die Rassen, die nur durch ein einziges Hirn repräsentiert sind, blieben unberücksichtigt; dagegen wurden nur solche Rassen in den Kreis der Beobachtungen gezogen, von denen mindestens sechs Gehirne zu Gebote standen. Eine Ausnahme wurde nur mit einem Neuseeländergehirn gemacht, dessen Beschreibung auch aufgenommen worden ist.

Es wurden untersucht:

Australier	10	Hemisphären
Neuseeländer	2	„
Menangkabo (Sumatra, Indonesier) . .	6	„
Bugi (Celebes, Indonesier)	12	„
Sassak (Lombok, Indonesier)	6	„
Boloang Mongondo (Celebes, Indonesier)	6	„
Timorezen (Indonesier, Papuas) . . .	6	„
Malayen von Sumatra (Palembang) . .	10	„
Javanen (Ost-Java)	72	„
Europäer (Niederländer)	20	„
	150	Hemisphären.

Demnach 130 Hemisphären dunkler Rassen, die mit 20 Hemisphären von Europäern verglichen werden konnten.

In betreff des Gehirngewichts der Javanen bemerkt Kohlbrugge, dass das von ihm angegebene mittlere Gehirngewicht der Javanen (1284 g) bestätigt wurde. In der Irrenanstalt Buitensorg ermittelte man für das männliche Gehirn im Durchschnitt 1262 g, für das weibliche Gehirn 1147 g. Das Gehirn der Javanen ist demnach 80—100 g leichter als das der Europäer, Chinesen, Japaner und Eskimos. Auf die möglichen Beziehungen zwischen Intelligenz und Hirngewicht geht Kohlbrugge hier nicht weiter ein.

Die früheren Arbeiten waren vergleichend-anatomisch. Verfasser versuchte die Variationen der Gehirnwindungen durch Vergleich mit

den Primaten zu erklären; — in dieser Arbeit beschäftigt sich der Verfasser nur mit dem Menschengehirn. Die Literatur über Rassengehirne blieb unberücksichtigt. — Die Detailbeschreibungen der Einzelgehirne sind außerordentlich genau durchgeführt, und was war das Ergebnis?

Ich lasse den Verfasser selbst reden. Er sagt: „und leider führt auch das uns wieder zu dem Resultat, dass die Schwierigkeiten in das Ungeheure wachsen, wenn durch Betrachtung vieler Gehirne die Varietätsbreite wächst. Dann wird alles schließlich so flüssig, dass man einsieht, dass Schematisierung nur durch Vergewaltigung der Tatsachen zu erreichen ist. Es eignen sich die Gehirnfurchen mit ihrem gewundenen Verlauf, ihren zahllosen Kombinationen und Nebenfurchen fast ebensowenig zu einer Beschreibung, als die Windungen der Lianen im tropischen Walde. — — — Zu diesem Ergebnis wird wohl ein jeder gelangen, der sich die Mühe geben wird, die Tabellen zu studieren; man wird dann einsehen, dass die Beurteilung der Furchen stets eine ebenso subjektive oder individuelle bleibt, wie — die vom Charakter des Menschen. Wenn mein fünfjähriges eifriges Bemühen nur zuwege bringt, dass das allgemein anerkannt wird, dann wird viel unnütze Arbeit in Zukunft vermieden werden. Ich bin überzeugt, dass gerade die hier vorliegenden Bemühungen, die Kenntnis der Furchen durch großes Material zu vertiefen und sie allgemein gültig zu beschreiben, zu dem Ergebnis geführt hat, dass wir etwas zu beschreiben, zu vergleichen suchen, was sich weder beschreiben noch vergleichen lässt. — — Gelangt man zu dieser Ueberzeugung, dann hat auch die Totenglocke geschlagen für alle solche Untersuchungen, und es wäre nur zu wünschen, dass ihr Läuten nun auch überall so vernehmlich klänge, dass die Zeitschriften hinfort keine Artikel mehr über die Gehirnfurchen der Rassen bringen würden. Das Resultat meiner Arbeit wäre dann ein rein negatives — — und mutlos geworden, möchte ich mein eigener Totengräber sein. Das ist für einen Forscher nicht erfreulich, besonders wenn der Weg so lang, so mühevoll war. Es ist doch weit schöner, nach langer Arbeit auf ein neuerrichtetes Gebäude hinweisen zu können, als auf einen Trümmerhaufen. — Aber man muss sich den Tatsachen fügen." — — —

Das zweite Kapitel beschäftigt sich mit einer Methode der Untersuchung, die der Verfasser „Schälung des Gehirns" nennt (S. 14—23).

In seiner früheren Schrift hatte der Verfasser angenommen, dass man die Gehirnfurchen in zwei Gruppen teilen könne: 1. die aus den primo-radiären Furchen hervorgegangenen und 2. die unter dem Einfluss der inneren Ganglienmassen gebildeten. Aus diesen beiden an und für sich hypothetischen Formen ließe sich — meint der Verfasser — eine dritte Gruppe von Furchen konstruieren, nämlich solche Furchen, die unter dem Einfluss beider Faktoren gleichzeitig entstehen könnten.

Die Untersuchung von Querschnitten des Gehirns hat bekanntlich kein Ergebnis geliefert, — der Verfasser hoffte durch „Schälen"

des Gehirns etwas zu erreichen. Es ist das bisher nicht versucht worden. Was versteht man unter Schälung des Gehirns? „Ich verstehe darunter — schreibt der Verfasser —, dass man eine gleichmäßige Schicht vom ganzen Gehirn herunterschält, so dass die abgeschälte Schicht überall gleich dick ist.“ Mit Hilfe besonders dazu konstruierter kleiner Messer entfernte der Verfasser eine 5 mm dicke Schicht von der lateralen Oberfläche der Hemisphären. Waren vier solche Schichten nacheinander entfernt, dann blieb nur die weiße Substanz übrig, von der die zentralen Gehirnmassen umgeben werden. Keine Furche dringt tiefer als 20 mm; die Furchen treten demnach nirgends zwischen die Ganglien hinein, nirgends berühren sie die Ganglien; dadurch wird die Ueberzeugung gestützt, dass die Furchen zu den zentralen Ganglienmassen keine Beziehungen haben. — Wenn man aber nicht die laterale Fläche, sondern die basale Fläche schält, so öffnet man sehr bald das Ammonshorn, weil „von allen zentralen Ganglienmassen das Ammonshorn der Gehirnoberfläche am nächsten liegt. Referent bemerkt hierzu, dass nicht das Ammonshorn, sondern das Unterhorn — geöffnet wird; — das ist selbstverständlich. Uebrigens muss weiter bemerkt werden, dass das Ammonshorn nicht als eine zentrale Ganglienmasse angesehen werden darf; das Ammonshorn ist eine zusammengesetzte Windung, eine eigentümlich geartete Faltenbildung der ursprünglich einfach glatten Wandung der Großhirnblase.

Der Verfasser gibt nun Auskunft über die Befunde, die sich ihm nach jeder einzelnen Schälung (1—4) der Gehirnoberfläche dargeboten haben, — aus diesen Einzelbeschreibungen, die nicht wiedergegeben werden können, hebe ich nur einen Passus hervor. Bei der Schilderung der Gehirnoberfläche nach der ersten Schälung sagt der Verfasser: „Es sind die Furchen also aufzufassen als Striche, wo das Wachstum frühzeitig aufhört, so dass die einliegenden Teile nun über die Striche hervorquellen. Dann ist es aber auch ganz unrichtig, wenn man von Faltungen der Gehirnrinde spricht oder Furchen durch mechanischen Druck erklären will; dann sind auch nicht die Gyri das primäre, sondern die Sulci, die Striche, wo die Gehirnsubstanz nicht mehr wächst.“ —

Nach meiner Meinung ist der Gedanke, den Kohlbrügge aussprechen will, richtig, aber die Fassung, die der Verfasser seiner Behauptung gegeben hat, ist nicht diejenige, die ich diesem Gedanken gegeben hätte. Es kommt meiner Meinung nach darauf an, was man mit dem Ausdruck „Faltungen“ des Gehirns bezeichnen und wie man sich die Entstehung der Furchen erklären will. Wenn ich mir die Hemisphäre als eine große, aber dünnwandige Blase vorstelle, und wenn ich weiter diese große Blase in einem kleinen Raum unterbringen will, so kann das nur geschehen, indem ich die Wandungen der Blase in Faltungen bringe. — Die Gehirnblase kleiner Tiere entspricht der Schädelkapsel, eine Faltung ist nicht notwendig. Bei großen Tieren entspricht der Umfang der Gehirnblase nicht dem Schädelraum, die Blase ist zu groß, — die Blase muss sich adaptieren, sie faltet sich. — Diese sehr verbreitete und

geläufige Anschauung ist aber gewiss nicht berechtigt. — Die wachsende Gehirnblase ist niemals größer als der Schädelbinnenraum — von einer wirklichen Faltung darf daher gar nicht gesprochen werden — nur bildlich darf man davon reden. Ich habe oben gesagt, das Ammonshorn sei eine Falte; ich sollte gesagt haben, das Ammonshorn sei einer Falte zu vergleichen. Kohlbrugge hat recht — man darf die Entstehung der Furchenwindungen nicht durch mechanischen Druck erklären wollen. Aber wie soll man sich die Entstehung vorstellen?

Kohlbrugge geht von der Ansicht aus, dass die Furchen das Primäre sind — und dass die Windungen über die Furchen heraus vorwachsen; in den Furchen („Striche") steht das Wachstum gleichsam eine Weile still. —

Ich meine, dass es gerade umgekehrt ist. Es ist wohl selbstverständlich, dass die Windungen und Furchen der ursprünglich glatten Hirnblase durch ungleichmäßiges Wachstum der Rinde (der Wandung) entstehen. Ich glaube nicht, damit etwas Neues gesagt zu haben. — Es ist so einfach, dass gewiss schon andere Autoren vor mir — ich weiß nicht wer und wo? — eine solche Ansicht ausgesprochen haben. —

Ich meine die Sulci sind nicht primär, sondern gerade die Windungen, genau die Höhe der Windungen.

Die Sulci sind sekundär: die Wandung der Gehirnblase wächst — sie will sich ausdehnen — sie kann sich nicht ausdehnen, weil sie durch die Schädelkapsel daran gehindert wird — die Schädelkapsel dehnt sich nicht in dem Maße aus, wie die Hirnwandung zunimmt. Was wird die Folge sein — einige Stellen der Gehirnwandung sinken ein; sie sinken in die Tiefe — dadurch entstehen die Sulci, die Furchen. — Nach innen ist eine Einsenkung möglich, weil die Blase hohl und mit Flüssigkeit gefüllt ist. — Wenn man will, kann man dann von einer Faltung nach innen reden. —

Ich glaube, dass Kohlbrugge auch eine ähnliche Auffassung hat. — —

Sehen wir nun weiter zu, was der Verfasser für allgemeine Resultate und Schlüsse aus den Ergebnissen seiner Schälungsmethode gewonnen hat (S. 24—50); er stellt die Resultate von 16 Abschälungen zusammen. Wir geben selbstverständlich die 16 Abschnitte in stark verkürzter Form wieder, nur die Worte der Einleitung geben wir vollständig; der Verfasser schreibt (S. 24):

„Die Form, in welcher diese Arbeit angeboten wird, hat durch die zahllosen Tabellen sicher wenig anziehendes, und auch die Forscher, welche sich sonst für Gehirnstudien interessieren, werden sich nicht leicht daran machen, sie durchzustudieren. Doch ist dies notwendig, wenn man das allgemeine Resultat der ganzen Arbeit kennen lernen will. Darum habe ich mich entschlossen, die Folgerungen, welche meiner Auffassung nach aus den Tabellen und Anmerkungen zu ziehen sind, zusammenzufassen, ohne aber die Tatsachen, aus denen sie sich gründen, zu wiederholen. Wer sie nachzuprüfen wünscht, wird aber auf die Tabellen zurückgreifen müssen."

Die Schlussfolgerungen des Verfassers sind:

1. Jede Gehirnfurche ist so variabel oder so mit benachbarten Furchen, direkt oder indirekt — durch Nebenfurchen —, verbunden, dass ihr häufig keine scharfen Grenzen zu geben sind. Man kann keine solche Beschreibung von einer Furche geben, dass dadurch die Möglichkeit geboten wird, die Furche auf allen Gehirnen abzugrenzen. Sogar für eine so konstante Furche, wie der Sulcus centralis, kann man nicht immer angeben, wo die Furche anfängt und wo sie aufhört.

2. In solchen zweifelhaften Fällen ist jede beliebige Auffassung berechtigt — die Resultate zweier Autoren sind nicht miteinander zu vergleichen, das subjektive Element ist nicht auszuschalten. Auch die Auffassung eines und desselben Autors ändert sich durch die Suggestion, die eine besondere Anomalie (Varietät, Ref.) ausübt.

3. Eine statistische Bearbeitung der Gehirnfurchen, die auf Notizen nur eines Autors beruht, hat nur relativen Wert; die statistische Bearbeitung, die auf Notizen verschiedener Autoren beruht, kann fast wertlos genannt werden. —

4. Man soll keine Beschreibung des Gehirns mehr liefern, wenn man kein Riesenmaterial gesammelt hat. Ungefähr 100 oder mehr Gehirne sind nötig, um ein vertrauenerregendes Mittel zu finden. Die Materie muss von einem und demselben Autor bearbeitet werden. Auch er wird leider noch viele Fehler machen, weil nirgends scharfe Grenzen zwischen den Varietäten der Furchen vorliegen.

5. Es gibt keinen einzigen fixen Punkt am Gehirn, einen solchen also, der an allen Gehirnen sofort wiederzufinden wäre.

6. Es ist der Verfasser nur selten auf die Gyri eingegangen, — man wird das vielleicht als Fehler betrachten, weil man mit Rücksicht auf die Idee von der mechanischen Faltung des Gehirns die Gyri für die primäre und die Sulci als die Folge der Faltung ansah; — der Verfasser ist zu der Ansicht gelangt, dass die Sulci die primären sind; und die Sulci sind als Striche verlangsamten oder besser noch fast stillstehenden Wachstums aufzufassen. Wie die Striche entstehen, wissen wir nicht, aber die Sulci stehen ebensowenig fest wie die Gyri. Referent kommt hier nochmals auf die oben schon ausgesprochene Meinung zurück. — Man darf die Striche (Sulci) nicht als Stellen des verlangsamten oder stillstehenden Wachstums auffassen, aber in etwas anderer Weise als der Verfasser. Nach der Auffassung des Verfassers treten gleichsam die Stellen des vermehrten Wachstums als Gyri über das Niveau der Striche (Sulci) hervor. — O nein: das ist nicht der Fall. Die ursprünglich glatte Gehirnblase hat dünne Wandungen und ist hohl. Beim Wachstum des Gehirns bei der Zunahme der Mächtigkeit der anfangs dünnen Wandungen wachsen einige Stellen mehr, andere weniger, — die Stellen, an denen die Wandungen wachsen, sinken in die Tiefe, so entstehen die Sulci. — Man darf aber nicht übersehen, dass das Gehirn oder richtiger die Gehirnhemisphären dünnwandige, mit Flüssigkeit gefüllte Blasen sind.

7. Wir können die Gehirnränder nicht als Grenze benutzen.

8. Zwischen der linken und der rechte Hemisphäre zeigen sich konstante Unterschiede, die durch die verschiedene Ausdehnung der Fissurae laterales bedingt werden. Ist beispielsweise die Fissura lateralis linkerseits einen Zentimeter länger als rechts, so dringt die linksseitige Furche tiefer in das Parietalhirn ein — dadurch erklären sich viele Unterschiede zwischen links und rechts —, diese verschiedene Länge hat auch ihre Fernwirkung. Es ist merkwürdig, dass diese konstanten Unterschiede zwischen den Furchen beider Hemisphären von den Autoren nicht beachtet worden sind. Diese Nichtbeachtung hat zur Folge, dass die bisherigen Statistiken über die Frequenz gewisser Formen von Varietäten wertlos sind, weil nicht genau angegeben ist, auf wieviel rechten und wieviel linken Hemisphären ihre Statistik beruht.

9. Die linke und die rechte Hemisphäre eines Gehirns können auch einerseits große Unterschiede in sehr seltenen Varietäten (Anomalien) zeigen und andererseits an anderen Stellen große Uebereinstimmung. Im allgemeinen kann man davon sagen, dass die Furchen der linken und der rechten Hemisphären selbständig variieren können.

10. Viele Furchen, z. B. Sulcus centralis, werden embryonal in getrennten Teilen angelegt; diese Teile vereinigen sich später, sie können aber auch getrennt bleiben, das gibt die sogen. Ueberbrückungen der Furchen. Es kann hierbei aber vorkommen, dass die beiden getrennten Teile einer und derselben Furche nicht immer die gleiche Richtung zeigen, wie man erwarten sollte; es erscheint der peripherische Teil einer tranversalen Furche senkrecht zur transversalen Furche gestellt. Der Verfasser ist der Ansicht, dass diese Tatsachen gegen die Auffassung der Entstehung der transversalen Furchen durch mechanische Faltung in der Richtung von vorn nach hinten spricht. Er kommt zur Erklärung der Tatsachen wieder auf seine schon oben mitgeteilten Ideen zurück. Die Furchen entstehen als Striche, wo das Wachstum stillsteht, und die anliegenden Teile zu beiden Seiten der Furche (richtiger des „Strichs") quellen durch Wachstum vor. Dadurch entsteht ein Streit der beiderseitigen Wälle um den Raum, und diesem Streit sind die Trennungen aller Furchen, alle Varietäten zuzuschreiben. So wird es begreiflich, dass eine Furche an der Oberfläche eine andere Richtung zeigen kann als im Innern. Durch direkte mechanische Faltung von vorn nach hinten lässt sich aber nicht erklären. —

11. Die Variationen der Furchen sind in der früheren Arbeit (l. c. S. 32—36) behandelt. Die Betrachtung der kompensatorischen Querfurchen von Retzius, der Parallelfurchen, die Verdoppelung einzelner Furchen, nötigen den Verfasser zu der Aeußerung, dass er heute jeden Gedanken an eine mechanische Faltung der Gehirnoberfläche sowie den Gedanken an eine Beeinflussung auf die Entstehung der Furchen durch die zentrale Gehirnmasse vollständig aufgegeben hat.

12. Was lehren uns nun die Tabellen (die den zweiten Teil der Arbeit ausmachen), für die Rassenanatomie? Der Verfasser

bietet uns in seinen Tabellen 800 Nummern — d. h. 800 Varietäten sind auf ihre Frequenz hin untersucht. In seiner älteren Arbeit hat er meistens Javanen und Letten verglichen — heute hält er sich nicht mehr für berechtigt, Unterschiede zwischen Javanen und Letten anzunehmen; er behauptet sogar, dass Letten und Javaner in auffallender Weise übereinstimmen. Wenn die bisher so genau untersuchten Gehirne dieser beiden Völker, die ethnologisch so verschieden sind, übereinstimmen, so darf man annehmen, dass ein Gleiches auch für andere Rassen gelten wird, wenn die Untersuchung an hinreichendem Material vorgenommen wird. —

Der Verfasser zieht nun aus seinen Tabellen folgende Schlüsse: Die Tabellen machen es in hohem Grade wahrscheinlich, ja beweisen es fast sicher, dass jede Varietät bei jedem Volke vorkommen kann. Daraus folgt:

Erstens, dass es keine Varietät gibt, die auf eine Rasse beschränkt ist, die ein Rassenmerkmal sein kann, dass also nur noch Unterschiede denkbar, aber nicht wahrscheinlich sind in bezug auf die Frequenz dieser Varietät.

Zweitens, dass die Furchen und Gyri bei allen Rassen gleich stark variieren.

Drittens, dass es absolut unmöglich ist, ein Gehirn als zu einer bestimmten Rasse gehörig zu erkennen, oder mit anderen Worten, dass wir nicht einsehen können, warum ein gewisses Hirn einem Australier angehört hat und warum es nicht ebensogut in den Schädel eines Europäers passen würde.

13. Was ist die Bedeutung der Variation? Der Verfasser antwortet: Die Variation hat keinen rechten anatomischen Wert. — Die Varietäten sind — auf Grund der vorliegenden Tabellen — Schwankungen um ein Mittel nach den vier denkbaren Richtungen, nach links und rechts, nach oben und unten. (Warum soll das nicht lieber anders ausgedrückt werden? sie schwankt um ein Mittel nach den bekannten drei Richtungen — sagittal, frontal oder transversal, — und vertikal — man mag dabei die Gehirnhemisphären legen wie man will. Ref.) Die Schwankungen der Furchen sind so groß, wie die angrenzenden Teile es zulassen.

14. Es gelingt nicht, in den Gehirnfurchen Rassenmerkmale zu finden. Sergi teilt nach Untersuchung des Gehirns der Herero diese Ansicht. Ebensowenig gelang es bisher, Unterschiede zwischen hochbegabten und ungebildeten Menschen nachzuweisen (Retzius). Der Verfasser verweist dabei auf die Arbeiten von Hansemann und Stieda. — Sergi will Unterschiede zwischen männlichen und weiblichen Gehirnen in bezug auf die Furchen nachgewiesen haben, — aber Sergi's Material war zu klein und zu ungenügend, um diese Behauptung zu begründen. — Waldeyer's Untersuchungen haben die Behauptungen Sergi's nicht bestätigt. —

Dann schreibt der Verfasser (p. 45): „Trotzdem berechtigen uns diese negativen Resultate nicht, die Konsignation der Oberfläche

des Gehirns für psychische Prozesse für bedeutungslos zu erklären. Es könnte doch noch sein, dass diese Furchen, wenn auch in einer für uns unlesbaren Schrift, den Charakter der Rassen bestimmen. Da nun alle nur denkbaren Charaktere mit allen nur denkbaren Uebergängen bei jedem Volke vorkommen und sich sowohl bei Genien wie bei ungebildeten Leuten die verschiedenste Charakterbildung zeigt, so hätten wir denn auch alle Variationen und Kombinationen der Furchen bei allen Völkern, bei Blödsinn, Talent und Genie zu erwarten. Die Unterschiede, welche höhere Entwickelung, Begabung, Talente bedingen und möglich machen, sind nicht im Aufbau und in Konvolutionen zu suchen; ein Aufbau, dessen Untersuchung aber nicht auf anatomischem Wege, sondern auf ideal gedachten physiologischem oder chemischem Wege zu führen wäre. Anatomisch kann man allerdings noch den Schritt versuchen, um mikroskopisch die Zellenlagen zu studieren und zu zählen, wie Mott unlängst es tat und wie durch Stieda empfohlen wurde; auch Sergi erwartet noch Gutes vom Mikroskop. Ob das noch Resultate brächte, hätten wir abzuwarten."

15. Sind die Formen der Gehirnfurchen vererbbar? Haben Eltern, Kinder und Geschwister ähnliche Gebilde von Gehirnfurchen? Wenn die Gehirnfurchen in irgendeiner Beziehung zum Charakter des Menschen stehen, so wäre die Aehnlichkeit der Hirnfurchen zu erwarten, weil Familienangehörige häufig ähnliche Charaktere zeigen. Spitzka und Karplus haben sich mit der Beantwortung dieser Frage beschäftigt. Karplus gelangt zu dem Schluss: „Es gibt eine Vererbung der Gehirnfurchen." Kohlbrugge meint, dass dieser Schluss richtig sein könnte, aber bewiesen ist er durch die Arbeit von Karplus nicht.

16. Es ist schon früher (13) hervorgehoben worden, dass die Variationen der Gehirnfurchen der hier untersuchten Rassen neutraler Art sind, d. h. nur Schwankungen um ein Mittel. Es können daher die Schwankungen der Furchen in phylogenetischer Beziehung keine Bedeutung haben, weder in regressivem oder atavistischem noch in progressivem Sinne. Nichts berechtigt uns, das Gehirn eines Australiers unter das eines Europäers zu stellen und wäre es das Gehirn eines Mommsen und Busch. Die Varietäten in der Rassenanatomie lehren uns nichts über hoch und niedrig, oder mit anderen Worten, es gibt im evolutionistischen Sinne keine Rassenanatomie. Was man früher dafür hielt, beruht entweder auf neutralen Variationen: ist soziologisch oder physiologisch zu erklären. —

Zum Schluss weist der Verfasser auf die Anatomie der Rasseschädel — er meint, es seien heut schon starke Zweifel erlaubt, ob die Rassenanatomie der Schädel gegen unsere heutigen Kenntnisse noch zu halten ist. (Schluss folgt.)

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Der Abonnementspreis für 24 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einsenden zu wollen.

Bd. XXX. 15. September 1910. № 18.

Inhalt: **Kranichfeld**, Wie können sich Mutanten bei freier Kreuzung durchsetzen? — **Nusbaum**, Zur Beurteilung der Geschichte des Neolamarckismus. — **Stieda**, Über Hirnfurchen und Hirnwindungen (Schluss). — **Eriksson**, Über die Mykoplasmatheorie, ihre Geschichte und ihren Tagesstand. — Winterstein und Trier, Die Alkaloide. — Der achte internationale Physiologenkongress.

Wie können sich Mutanten bei freier Kreuzung durchsetzen?

Von **Hermann Kranichfeld.**

Für einzelne Mutanten, welche nicht durch besondere Verhältnisse wie geographische und ökologische Isolation geschützt sind, besteht bekanntlich auch dann, wenn sie zufällig die kritische Periode überstanden haben und zur Fortpflanzung gekommen sind[1]), ein fast unbesiegbares Hindernis ihrer Erhaltung in der freien Kreuzung mit der Stammart. Nach den Versuchen von Gärtner verschwindet bei dieser das neue Merkmal schon in der 3.—6. Generation vollständig.

Plate[2]) glaubt nun einen Ausweg aus dieser Schwierigkeit in den Mendel'schen Kreuzungsgesetzen entdeckt zu haben. Er nimmt an, dass die Anlagen der progressiven Mutanten, die ja für die phylogenetische Entwickelung vor allem von Bedeutung sind, in der Regel dominieren. Lässt man dies gelten, dann ergibt sich tatsächlich auch bei fortgesetzter Kreuzung der Mutanten mit der Stammart eine steigende Anzahl von Nachkommen mit dem Habitus

1) Cfr. Biolog. Centralbl. Bd. XXV, S. 657.

2) Plate, Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung. 3. Aufl., 1908, S. 365ff.

der Mutante. Nach Plate soll nun diese Zunahme genügen, um der Mutante allmählich das Übergewicht über die Stammart zu verschaffen und letztere schließlich ganz zu verdrängen; er erblickt gerade darin „die große deszendenztheoretische Bedeutung der echten Mendel'schee Regel". Seine Schlussfolgerung beruht jedoch auf einer unvollständig durchgeführten und darum irreführenden Rechnung. Da der Fehler auch in der 3. Auflage seines Buches wiederkehrt, dürfte bei der Wichtigkeit, welche Plate selbst diesem Punkte für die Deszendenztheorie beimisst, eine Richtigstellung seiner Auffassung angezeigt sein.

Nimmt man an, dass jedes Paar 4 Nachkommen hat, bezeichnet man ferner die dominierende Anlage der Mutante mit D, die rezessive Anlage der Stammart mit R und die Nachkommenschaft der aufeinanderfolgenden Generationen mit F_1, F_2, F_3 . . ., so erhält man nach Plate bei fortgesetzter Kreuzung der Stammart mit der Mutante bezw. mit Kindern der Mutante folgende Nachkommenschaft: Aus der ersten Paarung (R × D) gehen nach dem Mendel'schen Gesetz 4 Bastarde (Hybriden) hervor, in welchen die dominierende und die rezessive Anlage verbunden sind. Sie haben alle den Habitus der dominierenden Mutante. Brauchen wir für die Verbindung von dominierender und rezessiver Anlage im Kinde das Zeichen DR, so ist in der 1. Generation:

$$F_1 : 1\,(D \times R) = 4\,DR.$$

Bei dem Überwiegen der Stammform sollen sich nun die 4 Bastarde DR nicht unter sich, sondern wieder mit der Stammform paaren. Wir erhalten dann 4 Kreuzungen oder 4 (DR × R), die für die 2. Generation 16 Nachkommen ergeben. Von diesen sind nach dem Mendel'schen Gesetz die eine Hälfte Bastarde mit den Anlagen DR, die andere Hälfte sind Kinder mit den Anlagen RR. Letztere repräsentieren die reine Stammform. Es ist daher in der 2. Generation:

$$F_2 : 4\,(DR \times R) = 8\,DR + 8\,RR.$$

Setzen wir auch bei der 3. Generation mit Plate zunächst immer noch Rückkreuzungen der Bastarde mit Stammarttieren voraus, so erhalten wir 8 Kreuzungen der 8 Bastarde DR mit der Stammart R, also 8 (DR × R) mit 32 Nachkommen, zur Hälfte wieder Bastarde DR, zur andern Hälfte reine Stammtiere RR. Es soll daher nach Plate sein:

$$F_3 : 8\,(DR \times R) = 16\,DR + 16\,RR.$$

In der 4. Generation ergeben die 16 DR als Nachkommen 32 DR + 32 RR u. s. w. Plate hat so vollkommen recht, wenn er annimmt, dass die Bastarde mit den Anlagen DR und dem Habitus der Mutante beständig zunehmen. Es beträgt ihre Anzahl unter den gemachten Voraussetzungen tatsächlich in jeder folgenden Gene-

ration das $\frac{n}{2}$ fache[3]) der vorhergehenden, wenn n die Zahl der Nachkommen aus jeder Paarung ist. Falsch ist dagegen der Plate'sche Schluss, dass für den Fall, dass die Entwickelung keine Störung durch katastrophale Elimination erfahre, die dominierende Mutante, „selbst wenn sie als extreme Singularvariation beginne, die größte Aussicht haben werde, allmählich die Stammform zu verdrängen." Das ist, wie er sagt, „die große deszendenztheoretische Bedeutung der echten Mendel'schen Regel, dass sie zeigt, wie eine aus wenigen Individuen bestehende Varietät (Singularvariation) die volkreiche Stammform (Pluralvariation) zu verdrängen vermag"[4]) . . ., „ohne dass der Kampf ums Dasein oder geographische bezw. biologische Isolation hierbei mitwirken."

Der Fehler Plate's besteht, wie gesagt, darin, dass er die Rechnung nur unvollständig durchgeführt hat. Er zieht die Tatsache nicht in Betracht, dass nicht nur die Bastardformen mit dem Habitus der Mutante in jeder Generation an Zahl zunehmen, sondern dass sich auch die Nachkommenschaft RR, welche die Stammform repräsentiert, vermehrt, und zwar in einem außerordentlich viel schnellerem Tempo als die Bastarde DR. Es wird am einfachsten sein, dies zunächst an einem Schema zu zeigen. Behalten wir die Plate'schen Voraussetzungen und Bezeichnungen bei, so gehen aus dem Plate'schen Paare (D × R) in den aufeinanderfolgenden Generationen hervor:

Generationen	Gesamtzahl der Kinder	Darunter DR- und RR-Kinder
F_1	= 4 =	4 DR
F_2	= 16 =	8 DR + 8 *RR*
F_3	= 64 =	16 DR + 16 *RR* + 32 *RR*
F_4	= 256 =	32 DR + 32 *RR* + 64 *RR* + 128 *RR*

In der 3. Generation (F_3) stehen also nach dem Schema den 16 Bastarden DR mit dem Habitus der Mutante 48 RR-Kinder gegenüber; in der 4. Generation (F_4) den 32 DR-Kindern 224 RR-Kinder u. s. w.

Allgemein haben wir, wenn man mit m die Anzahl der Generationen, mit n die Anzahl der Kinder aus jeder einzelnen Paarung bezeichnet, in der m^{ten} Generation im ganzen n^m-Kinder. Von

3) Es ist jedenfalls nur ein Versehen, wenn Plate sagt, dass sie um $\frac{n}{2}$ zunimmt.

4) Bei Plate durch Druck hervorgehobener Leitsatz.

diesen sind, wenn wir nach dem Schema die einfache mathematische Reihe bilden, in der m^{ten} Generation DR- bezw. RR-Kinder:

$$F_m = \left(\frac{1}{2}\right)^{m-1} \cdot n^m \, DR + \left(\frac{1}{2}\right)^{m-1} \cdot n^m \, RR + \left(\frac{1}{2}\right)^{m-2} \cdot n^m \, RR + \left(\frac{1}{2}\right)^{m-3} \cdot n^m \, RR + \ldots + \frac{1}{2} n^m \, RR$$

oder wenn man die Glieder der Reihe zusammenzieht:

$$F_m = \left(\frac{1}{2}\right)^{m-1} \cdot n^m \, DR + \left[1 - \left(\frac{1}{2}\right)^{m-1}\right] n^m \, RR.$$

Wir haben nach dieser Formel in der 1. Generation, da $\left(\frac{1}{2}\right)^0 = 1$ ist: $F_1 = n\,DR$; ferner:

$$F_2 = \frac{1}{2} n^2 \, DR + \frac{1}{2} n^2 \, RR$$

$$F_3 = \frac{1}{4} n^3 \, DR + \frac{3}{4} n^3 \, RR$$

$$F_4 = \frac{1}{8} n^4 \, DR + \frac{7}{8} n^4 \, RR$$

$$F_5 = \frac{1}{16} n^5 \, DR + \frac{15}{16} n^5 \, RR \text{ u. s. w.}$$

Setzen wir für n 4 ein, so erhalten wir die Werte des obigen Schemas.

Die Anzahl der RR-Kinder nähert sich daher mit wachsendem m immermehr dem Werte n^m, die Anzahl der Bastarde DR wird dagegen ein immer geringerer Bruchteil $\left[\left(\frac{1}{2}\right)^{m-1}\right]$ von n^m. So ist auch der Plate'sche Weg über die Mendel'schen Gesetze nicht gangbar. Auch eine dominierende Mutante ist bei der Kreuzung mit der Stammart rettungslos verloren. Obgleich die Anzahl der DR-Tiere absolut zunimmt, verschwindet sie schließlich vollständig im Verhältnis zur Zahl der RR-Tiere. Nach wenigen Generationen muss die Stammart die Mutante verdrängen. Die Spur der letzteren wird aber bei den Mendel'schen Kreuzungen um so vollständiger ausgetilgt, als die neuen Anlagen in den RR-Kindern wahrscheinlich in den meisten Fällen nicht nur latent geworden, sondern total eliminiert sind.

Mehr Aussicht auf eine Lösung der in Rede stehenden Schwierigkeit dürften die von de Vries entdeckten Gesetze der Mutationen und der Mutationskreuzungen während der Mutationsperioden bieten. Nach diesen treten die Mutanten in den Mutationsperioden nicht vereinzelt und zufällig, sondern in einer größeren Anzahl und mit einer gewissen Regelmäßigkeit längere Zeit hindurch auf. Schon

dadurch wachsen bei den Mutanten die Aussichten auf Erhaltung. Nennen wir den Prozentsatz, in welchem die Mutanten während der Mutationsperiode jährlich in der Aussaat erscheinen, mit Hugo de Vries den Mutationskoëffizienten, so beträgt derselbe bei der Mutante *Oenothera gigas* etwa 0,01 %, bei *Oenothera rubrinervis* 0,1 % und bei der *Oenothera oblonga* 1 %. Den Beweis, dass er event. sehr viel höher steigen kann, haben wir nach Hugo de Vries in *Plantago lanceolata ramosa* und in der White'schen Tomate. Bei ersterer betrug der Mutationskoëffizient 50 %, bei letzterer sogar 100 %, d. h. die halbe bezw. die ganze Ernte bestand aus Mutanten. Dazu kommt, dass sich die Mutanten der Mutationsperiode auch bei der Kreuzung mit der Mutterart wesentlich anders verhalten als die, welche außerhalb der Mutationsperiode auftreten. Die Nachkommen aus jener sind nämlich 1. schon in der ersten Generation dimorph; sie treten zum Teil einseitig in der Form der Mutterart, zum Teil einseitig in der Form der Mutante auf; 2. besitzen diese beiden Formen nicht den Charakter der Bastarde, sie sind vielmehr bei Selbstbefruchtung von Anfang an konstant. Das Zahlenverhältnis, in welchen bei der Kreuzung die Formen der Mutante bezw. der Mutterart erscheinen, ist verschieden je nach der gekreuzten Mutante. Bei *Oenothera lata* × *Oenothera Lamarckiana* waren von den Kindern 4—45 % *Oenothera lata* (im Durchschnitt 21—24 %); bei *Oenothera nanella* × *Oenothera Lamarckiana* waren 2—48 % *Oenothera nanella* (im Durchschnitt 17—24 %). Ein ähnlicher Prozentsatz ergab sich auch für andere Mutanten der *Oenothera Lamarckiana*. Doch stieg für *Oenothera rubrinervis* × *Oenothera Lamarckiana* die Erbzahl der Mutante auf 74 % und bei *Oenothera gigas* × *Oenothera Lamarckiana* sogar auf 100 %.

Verstehen wir unter Erbzahl einer Mutante das relative Vorkommen der Mutantenform unter den Nachkommen einer Kreuzung von Mutterart und Mutante, so muss, wenn sich ein hoher Mutationskoëffizient mit einer hohen Erbzahl verbindet, die Stammart von der Mutante gleichsam verschlungen werden, d. h. es muss die letztere, wenn sie sonst erhaltungsfähig ist, die Stammform in kürzester Zeit verdrängen.

Bei dieser Annahme werden dann auch eigentümliche Erscheinungen in der zeitlichen Aufeinanderfolge der Typen, wie sie uns die Paläontologie zeigt, verständlich. Besonders in der relativ gut gekannten Geschichte der Ammonitenfamilie wiederholt sich bekanntlich außerordentlich häufig ein plötzlicher Wechsel der Sippen. In vielen Fällen kann man ihn auf die Einwanderung einer überlegenen neuen Art zurückführen. In anderen, wo der Umschlag in allen uns bekannten Gebieten in gleich unvermittelter Weise eintritt, reicht diese Hypothese allein zur Erklärung der Tatsache nicht aus. Es gilt das schon für die älteren Formen der Ammonoideen,

die Goniatiten. Bei ihnen treten z. B. mit einem Schlag ganz neue Gattungen an der Basis des Oberdevons und ebenso wieder in der oberen Etage desselben auf. Nur eine einzige Gattung *Brancoceras* steigt ferner unverändert aus dem Oberdevon ins Carbon hinauf. Sonst findet man im Carbon gleichzeitig in Indiania, Irland, Belgien und Nassau ganz neue Genera. Derselben Erscheinung begegnen wir dann, wie besonders Moisisovics nachgewiesen hat, bei den Ammoniten der Trias. Am meisten fällt sie im unteren Jura auf. Es stellen sich hier an der Basis plötzlich Ammoniten aus der Gattung *Psiloceras* ein unter Ausschluss aller anderen Formen. Diese verschwinden aber schon in der nächsten Zone vollständig. Die Gattung *Schlotheimia* (*A. angulatus*) gelangt zur Alleinherrschaft, um in der weiter nach oben folgenden Zone ebenso schnell und vollständig von den eigentümlichen Arietiten verdrängt zu werden. Der Wechsel ist so durchgreifend, dass nie eine dieser Formen aus einer Zone in die andere aufsteigt und erfolgt, was das Seltsamste ist, in allen uns bekannt gewordenen Gegenden in gleicher Weise. Es setzen z. B. die Zonen mit *Psiloceras*, *Schlotheimia* und den Arietiten gleich scharf ab im Jura Deutschlands, Frankreichs und Englands, auf Timor und Rotti in Hinterindien, in Japan, Mexiko, Peru, Chile, Argentinien — kurz überall, wo wir überhaupt den unteren Lias antreffen.

Es taucht da die Frage auf, wie es möglich war, dass die neue Art die alte überall so glatt aus dem Sattel heben konnte, trotz der verschiedenen Verhältnisse, unter denen sie letztere antraf. Die Sedimente, in denen wir die aufeinanderfolgenden Typen finden, sind in der einen Gegend kalkiger, in der anderen toniger oder sandiger Natur. Die verdrängte Sippe hat also zum Teil in der Küstennähe, zum Teil auf der Hochsee gelebt. Ebenso hat der Wechsel wahrscheinlich unter verschiedenen klimatischen Zonen stattgefunden. Wenn nur der Kampf ums Dasein im Spiel gewesen wäre, müsste man unter solchen Verhältnissen erwarten, dass sich die Überlegenheit der neuen Art an der einen Stelle schwächer als an der anderen geltend gemacht hätte und wir darum an einzelnen Orten auch ein Nebeneinander der alten und der neuen Form anträfen. Dass letzteres an den vielen oben angeführten Fundstätten niemals zu beobachten ist, ist jedenfalls sehr merkwürdig. Diese Schwierigkeit fällt aber hinweg, wenn wir voraussetzen dürfen, dass die für die Mutanten in der Mutationsperiode der *Oenothera Lamarckiana* geltenden Gesetze auch während der phylogenetischen Entwickelung eine Rolle spielten.

Dann mussten die alten Formen unter bestimmten Bedingungen ganz von selbst verschwinden und in der von uns beobachteten Weise der neuen Form Platz machen.

Man könnte nun freilich meinen, dass damit zugleich die An-

nahme einer nicht nur stoßweisen, sondern im eigentlichen Sinne sprunghaften Mutation geboten wäre. Das würde in der Tat der Fall sein, wenn die Stammart stets durch die Tochterart ersetzt würde. Aus den Mutationsgesetzen selbst folgt letzteres aber an sich noch nicht. Es lässt sich aus ihnen wohl die Möglichkeit konstruieren, wie sich eine Mutante durchzusetzen vermag. Es kann daher die Tochterart Successor sein; sie kann aber auch nur zum Totengräber der Mutterart werden. Sind die betreffenden Mutanten nicht erhaltungsfähig, wie es bei allen im de Vries'schen Versuchsgarten erscheinenden Mutanten der Fall war, so ist die einzige direkte Wirkung der Mutationsperiode, dass der Vermehrungskoëffizient der Stammart sinkt. Er nimmt ab um die Größe des Mutationskoëffizienten. Da bei Beutetieren und -Pflanzen mit der Verminderung der Individuenzahl aber umgekehrt der Vernichtungskoëffizient wächst -- ich erinnere an die bekannte Erfahrung Darwin's, der niemals Getreidesamen auf Gartenbeeten gegen Vögel schützen und zur Reife bringen konnte — so kann schon ein geringes Zurückgehen des Vermehrungskoëffizienten zum Untergang der Stammart führen. Eine etwa vordringende neue Art, die bis dahin gegen die alte Art nicht aufkommen konnte, kann sich nun ausbreiten. Nicht weil sie die alte Art im Kampfe besiegt hätte, sondern weil diese dem Kampf mit den äußeren Verhältnissen nicht mehr gewachsen ist und darum das Feld räumt. Die eigentümlichen paläontologischen Erscheinungen nötigen uns allerdings noch die beiden Voraussetzungen zu machen, dass für die Art an jedem Ort, wo sie vorkommt, einmal eine Mutationsperiode eintritt und dass diese an einem bestimmten Ort durch die äußeren Umstände gleichzeitig für viele Arten ausgelöst wird. Dagegen braucht sie an verschiedenen Orten nicht gleichzeitig aufzutreten. Wenn wir auch überall im unteren Lias auf die *Schlotheimia* die Arieten folgen sehen, so haben wir doch keineswegs anzunehmen, dass etwa die Arietenschichten in Württemberg und auf Timor und Rotti synchron sind.

— —

Zur Beurteilung und Geschichte des Neolamarckismus.

Von Prof. Dr. Joseph Nusbaum (Lemberg).

In einem größeren, soeben in polnischer Sprache erschienenen Werke unter dem Titel „Idea ewolucyi w biologii“ [1]) (Die Evolutionsidee in der Biologie) habe ich mich bemüht, unter anderen den Begriff des sogen. Neolamarckismus näher zu definieren.

1) J. Nusbaum, „Idea ewolucyi w biologii“; Groß. 8°, 560 Seiten mit vielen Abbildungen und mit Porträts von: Linné, Lamarck, Geoffroy, St. Hilaire, Cuvier, Buffon, Darwin, Haeckel, Wrzeiniswski, Weismann, de Vries. Lemberg 1910. Verlag von H. Altenberg.

Hier möchte ich nur einige Grundideen meiner diesbezüglichen Anschauungen ganz kurz darstellen.

Prof. Ludwig Plate hat in seinem so äußerst inhaltsreichen und einem jeden Biologen, der die verschiedenartigen modernen Anschauungen über das Entwickelungsproblem des Organischen kritisch und objektiv zu behandeln strebt, so äußerst sympathischen Werke „Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung“ (3. Auflage, 1908) auf die Vieldeutigkeit des Begriffes Lamarckismus (S. 449) hingewiesen.

Er unterscheidet vier „Formen“ von Lamarckismus:

1. Den Funktionslamarckismus, der in dem Satze gipfelt, dass neben den von außen kommenden Reizen (Klima, Ernährung u. s. w.) die Funktion der Organe für die Umbildung der Arten von größter Bedeutung ist, indem intensiver Gebrauch ein Organ stärkt und Nichtgebrauch es schwächt, was zum Fortschritte oder Rücktritte des betreffenden Organes in der Generationsreihe führt.

2. Den Vererbungslamarckismus d. h. die Annahme einer Vererbbarkeit erworbener Eigenschaften (eine einfache Konsequenz von I).

3. Den Adaptionslamarckismus d. h. die Annahme einer direkten Anpassungsfähigkeit.

4. Den Psycholamarckismus d. h. die Anschauung, dass jedes Bedürfnis die Mittel zu seiner Befriedigung hervorruft.

Nur die erste und zweite These passen, sagt Plate, in die kausalmechanische Naturauffassung hinein, da die Wirkungen des Gebrauches und Nichtgebrauches, sowie die somatische Vererbung sich auf unzweckmäßige Bildungen beziehen können. Die dritte und vierte These hingegen haben, nach Plate, ein vitalistisches Gepräge, denn sie legen in den Organismus die zielstrebige, zweckmäßige Reaktionsfähigkeit auf Grund eines psychischen Faktors hinein.

Nun scheint es mir, dass die obige Einteilung des Begriffes Lamarckismus oder, richtiger gesagt, wenn wir von den modernen Richtungen sprechen, des Neolamarckismus nicht ganz zutreffend ist. In dem Neolamarckismus, als in einer Summe von modernen deszendenztheoretischen Anschauungen, die sich auf Lamarck'sche Prinzipien stützen, sehe ich drei Hauptrichtungen, welche den drei Hauptideen des Lamarck'schen Evolutionismus entsprechen. Ich bezeichne dieselben als:

1. Intrakausaler Progressivismus.
2. Mechanolamarckismus.
3. Psycholamarckismus.

Diese drei Richtungen unterscheiden sich voneinander sehr wesentlich und bildeten, wie erwähnt, drei verschiedene Grundideen bei Lamarck selbst, wobei sie bei diesem Denker auch dem Um-

fange nach große Differenzen zeigten, da Lamarck den von uns sogen. „intrakausalen Progressivismus“ als einen Faktor der Entwickelung der ganzen organischen Welt, den „Mechanolamarckismus“ als einen Entwickelungsfaktor der Pflanzen und niederen Tiere und den „Psycholamarckismus“ als den wichtigsten Entwickelungsfaktor der höheren Tiere betrachtet hat.

Die erste Grundidee Lamarck's wurde bis jetzt sehr wenig beachtet.

Der scharfsinnige Kenner der Lamarck'schen Anschauungen Prof. L. Plate hat diese Idee Lamarck's gar nicht beachtet und erwähnt sie mit keinem Worte in seinem trefflichen Werke „Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung“ (3. Auflage).

In einigen meiner früheren, teilweise in polnischer Sprache erschienenen Schriften allgemein-biologischen Inhaltes (1908, 1909, 1910) habe ich diese Seite der Lamarck'schen Entwickelungslehre hervorgehoben und auch in einem in deutscher Sprache im vorigen Jahre erschienenen Artikel[2]) habe ich dieselbe nachdrücklich betont. In A. Wagner's „Geschichte des Lamarckismus“ 1909 wurde gleicherweise dieser Gedanke Lamarck's hervorgehoben.

„Der Zustand — sagt der französische Denker in seiner „Philosophie Zoologique (deutsche Übersetzung von Arnold Lang 1903, Seite 113) — in dem wir alle Tiere antreffen, ist . . . einerseits das Ergebnis der wachsenden Ausbildung der Organisation, die darauf ausgeht, eine regelmäßige Stufenfolge herzustellen, und andererseits die Folge der Einflüsse einer Menge sehr verschiedenartiger Verhältnisse, welche beständig bemüht sind, die Regelmäßigkeit in der Stufenfolge der wachsenden Ausbildung der Organisation zu vernichten.“

Lamarck nimmt also an, dass, falls die Einflüsse verschiedenartiger Verhältnisse d. h. überhaupt die äußeren Einflüsse auf den Lebenslauf der Organismen nicht gewirkt hätten, diese letzteren eine regelmäßige Stufenfolge „von den unvollkommensten bis zu den vollkommensten“ bilden würden. Er ist also der Meinung, dass die immer wachsende Kompliziertheit in der phylogenetischen Entwickelung der Organismen d. h. der Progressivismus dieser letzteren durch einen inneren, den Lebenswesen selbst implizierten und von den äußeren Ursachen unabhängigen Bildungstrieb bedingt wird und dass die äußeren Einflüsse eben diese sozusagen innere, intrakausale Regelmäßigkeit der Stufenfolge „vernichten“ und eine „durchgehende aber unregelmäßige Abstufung“ in der Organisation und in den Funktionen der Pflanzen und Tiere bedingen.

Die unabhängig von äußeren Einflüssen existierenden inneren Triebe oder inneren Ursachen, wie wir sie nennen möchten, wurden

2) Neue Weltanschauung 1909.

nicht nur von Lamarck, sondern bekanntlicherweise auch von manchen späteren Biologen ganz unabhängig angenommen, vor allen aber von Karl Naegeli (Mechanisch-physiologische Abstammungslehre 1884), dessen Vervollkommnungsprinzip, nach welchem aus inneren Ursachen, intrakausal eine immer steigende phylogenetische Entwickelung vor sich geht, vollständig im allgemeinen mit der betreffenden Grundidee Lamarck's übereinstimmt. Da die Anhänger dieses Prinzips innere Ursachen, als Faktoren der phylogenetischen Entwickelung, annehmen, möchten wir dieselben als Intrakausalisten und die ganze betreffende Richtung als intrakausaler Progressivismus bezeichnen. Dieselbe deckt nur sich teilweise mit dem Begriff der Orthogenesis Eimer's, da dieselbe, wie Plate ganz richtig bemerkt hat, eine durch äußere Faktoren veranlasste, bestimmt gerichtete Stammesentwickelung bezeichnet.

Lamarck sucht nicht näher zu bestimmen, worin dieser innere Entwickelungstrieb besteht, Naegeli dagegen sieht im Bau und in den Funktionen des Idioplasmas, welches sich nach diesem Forscher von Generation zu Generation in bestimmten Bahnen verändert, die Ursache der Vervollkommnung. Eine große Übereinstimmung in den Anschauungen Lamarck's und Naegeli's sehe ich auch darin, dass nach beiden Forschern die äußeren Einflüsse auf den inneren Entwickelungstrieb modifizierend einwirken.

Naegeli unterscheidet eine „vervollkommnende Variabilität", die durch innere Ursachen bestimmt und eine „Anpassungsvariabilität", welche durch die äußeren Ursachen bedingt wird. Diese äußeren Ursachen modifizieren das Idioplasma und rufen somit indirekt gewisse Modifikationen im Bau des Organismus in Anpassung an die äußeren Bedingungen hervor z. B. eine stärkere Entwickelung des Haarkleides infolge des Einflusses der Kälte.

Auf eine nähere Begründung der Idee der „wachsenden Organisationsentwickelung" lässt sich Lamarck nicht ein, weil er sie für ganz klar und keines Beweises bedürftig hält. Er behandelt dagegen ausführlich den Grundsatz über den Einfluss der äußeren Umstände auf die Entwickelung der Organismen.

Nun wirken nach Lamarck die äußeren Umstände auf die Pflanzen und auf die niederen Tiere, die eines gut entwickelten Nervensystems vollständig oder teilweise entbehren und demnach auch kein „inneres Gefühl" besitzen, unmittelbar ein.

Unmittelbar üben die äußeren Verhältnisse ihren Einfluss auf diejenigen Organismen aus, bei welchen es noch keine „wirklichen Gewohnheiten" gibt.

„Bei den Pflanzen — sagt Lamarck — bei denen es keine Tätigkeiten und keine wirklichen Gewohnheiten gibt, rufen größere Verhältnisänderungen nichtsdestoweniger große Veränderungen in der Entwickelung ihrer Teile hervor, so dass die einen von ihnen

sich stärker ausbilden, während die anderen sich abschwächen und verschwinden. Hier entsteht jedoch alles infolge der Änderung in der Ernährung der Pflanze, in ihrer Absorption und Transpiration, in der Wärmemenge, in der Licht-, Luft- und Feuchtigkeitszufuhr und zuletzt in dem Übergewicht mancher Lebensregungen über andere." Dasselbe bezieht sich gleicherweise auf die niedrigsten Tiere, welche noch schwach entwickelte intellektuelle Fähigkeiten und gleich den Pflanzen „noch keine eigentlichen Gewohnheiten" und keine „inneren Gefühle" besitzen. Die Annahme eines solchen direkten Einflusses der äußeren Faktoren auf die Veränderung der Organisation muss als rein mechanistisches Prinzip angesehen werden.

In welcher Kategorie des „Lamarckismus" der Plate'schen Einteilung gehört nun dieses Prinzip? Nicht zum „Funktionslamarckismus", weil es sich in diesem letzteren vor allem um den Gebrauch der Organe handelt. Nicht zum „Vererbungslamarckismus", welcher speziell die Vererbbarkeit erworbener Eigenschaften anbelangt, aber auch nicht zum „Adapionslamarckismus" und zum „Psycholamarckismus", weil die beiden letzteren Prinzipien nach Plate ein vitalistisches Gepräge haben, und im Organismus eine zielstrebige, zweckmäßige Reaktionsfähigkeit hineinlegen, während das Lamarck'sche Prinzip des direkten Einflusses der äußeren Bedingungen auf die Organismen ein rein mechanistisches Prinzip ist. Die äußeren Einflüsse bedingen direkt gewisse Organisationsveränderungen ganz ähnlich, wie sie auch auf anorganische Körper modifizierend wirken können; es ist dabei keine Rede von einer zielstrebigen, zweckmäßigen Reaktionsfähigkeit. Lamarck gibt uns viele Beispiele solcher direkten Wirkung der äußeren Bedingungen, besonders bei den Pflanzen und in heutigem Neolamarckismus haben wir eine ganze Fülle von Tatsachen, welche dieses wichtige Prinzip bestätigen und erweitern. Der Einfluss der veränderten Temperatur auf die Färbungsmodifikationen der Schmetterlinge (die Untersuchungen von Standfuß, Fischer u. s. w.) möge als Beispiel solcher Wirkungen dienen, die gar nicht mit einer „zweckmäßigen" Reaktion des Organismus zu tun haben.

Das obige, rein mechanistische Prinzip bezeichnen wir also als „Mechanolamarckismus"; dasselbe beruht, kurz gesagt, auf einem direkten Einflusse verschiedener äußerer Agentien auf die Veränderlichkeit der Organismen.

Mechanolamarckismus ist ein Entwickelungsprinzip vom sehr allgemeinen Charakter und wurde schon in seinem ganzen Umfange auch von Charles Darwin angenommen, nach welchem die äußeren Verhältnisse einen direkten Einfluss auf die Organismen ausüben, wobei jedoch dieser Einfluss immer durch die Selektion reguliert wird.

Ehe wir zum dritten Prinzip des Lamarckismus übergehen, bemerken wir im Anschluss an die oben erwähnte Stellung der Selektion Darwin's zum Mechanolamarckismus, dass es ganz falsch ist, wie dies viele Feinde, aber leider auch viele Anhänger der Darwin'schen Lehre annehmen, dass nach dem englischen Denker die natürliche Auslese die ursprüngliche Ursache irgendwelcher Modifikationen der Organismen wäre. Variabilität ist nach Darwin, wie auch nach den meisten unseren modernen Anschauungen, eine von der Selektion und von der Anpassung ganz unabhängige Erscheinung. Das Variieren wird in erster Linie durch die äußeren Einflüsse oder durch die Kombination der erblichen Anlagen der Eltern und weiteren Vorfahren bedingt, welche Anlagen ihrerseits ebenfalls durch die äußeren Einflüssen bedingt worden sind, da alles, was jetzt in den Organismen selbst steckt, einstweilen außerhalb derselben lag. Mechanolamarckismus ist deshalb das wichtigste das Variieren der Pflanzen und Tiere bedingende Prinzip.

Es ist aber eine ganz andere Frage, auf welchem Wege die nützlichen, adaptiven Eigenschaften, besonders aber die verwickelten Adaptationen der Organismen entstehen? Eine mechanische, wenigstens teilweise Erklärung dieser Frage gibt uns zurzeit, meiner Ansicht nach, nur die Selektion, deren Wirkung von de Vries ganz richtig mit einem Sieb verglichen worden ist.

Die Selektion wirkt als ein Sieb, auf welchem Gutes, d. h. den Bedingungen Angepasstes übrig bleibt und durch welches Schlechtes d. h. Unzweckmäßiges durchläuft und verloren geht. Es ist jedoch ganz falsch, wenn manche Gegner der Selektion, um die Bedeutung derselben herabzusetzen, behaupten, dass die Selektion nur „vernichtend", negativ wirkt, keineswegs aber positiv, bildend. Wenn sie die zweckmäßigen Kombinationen der organischen Eigenschaften erhält und die unzweckmäßigen eliminiert, so ist ihre Wirkung nicht nur eine vernichtende, negative, sondern eine schöpferische, eine positive, da dank der Selektion zum größten Teil nur zweckmäßige organische Einrichtungen in der langen Reihe der Generationen übrig bleiben und somit richtet sich die Organismenwelt in gewisse, durch die Selektion bedingte Bahnen, was keineswegs lediglich als eine negative Wirkung bezeichnet werden kann.

Darwin hat sich, ganz ähnlich wie de Vries, die Wirkung der Selektion als diejenige eines Siebes gedacht, obwohl er diesen Vergleich nicht durchgeführt hat. Die Selektion ist keineswegs in der Beziehung ein aktiver Faktor, dass sie irgendwelche Variationen hervorruft; die Variationen entstehen unabhängig von der Selektion, und diese letztere wählt nur zwischen den schon vorhandenen Variationen. Darwin hat nur in diesem Sinne die Wirkung der Selektion verstanden.

Und in diesem Sinne ist de Vries ein ebensolcher Selektionist wie Charles Darwin, indem er durch die Selektion die Genese der nützlichen Anpassungen zu erklären sucht; er sagt z. B.[3]): „Die unterscheidenden Merkmale der elementaren Arten sind nur sehr gering. Wie weit verschieden sind sie von den schönen Anpassungseinrichtungen der Orchideen, der insektenfressenden Pflanzen und so vieler anderer! Hier liegt der Unterschied in der Anhäufung zahlreicher elementarer Eigenschaften, die alle zu demselben Endziele beitragen. Der Zufall muss sie hervorgebracht haben, und dies würde vollkommen unwahrscheinlich, sogar unmöglich erscheinen, wenn nicht Darwin's geistvolle Theorie wäre. Der Zufall spielt dabei eine Rolle, aber nicht mehr als überall sonst. Es geschieht nicht durch den Zufall allein, dass die Variationen sich in der erforderlichen Richtung bewegen. Sie bewegen sich in Wirklichkeit gemäß Darwin's Anschauung in allen Richtungen oder wenigstens in vielen. Wenn diese die nützlichen einschließen und wenn sich dies eine Anzahl von Malen wiederholt, so ist Anhäufung möglich; wenn es nicht der Fall ist, so gibt es einfach keinen Fortschritt, und der Typus bleibt durch die Jahrhunderte stabil. Die natürliche Zuchtwahl wirkt beständig wie ein Sieb, welches die nutzlosen Veränderungen beseitigt und nur die wirklichen Verbesserungen zurückbehält.

Daher ... die zunehmenden Anpassungen an die spezialisierten Lebensbedingungen". Und was wollte Darwin mehr mit seiner Selektionstheorie erklären? Nichts mehr als de Vries.

Eine von der Selektion ganz unabhängige Sache ist aber die Frage, wie die Veränderungen selbst entstehen, die der Wirkung der Selektion unterliegen, ob sie allmählich oder sprungweise entstehen; beide Entstehungsarten der Variationen nahm schon Darwin an, und beide nimmt de Vries an, indem er jedoch im Gegensatz zu Darwin den letzteren (sogen. Mutationen) eine hauptsächliche Bedeutung, den ersteren (sogen. Fluktuationen) eine nur sehr untergeordnete Rolle zuschreibt.

Von der Frage, wie die Veränderungen entstehen, ob fluktuierend oder sprungweise, ist weiter diejenige ganz unabhängig, wodurch die ersteren zustande kommen. Inwieweit Darwin und de Vries der Wirkung äußerer Einflüsse eine nicht unwichtige Rolle in dieser Hinsicht zuschreiben, sind sie beide Mechanolamarckisten.

Es ist aber sehr falsch und irreleitend in Anbetracht des oben Gesagten de Vries unbedingt als einen Antiselektionisten, als einen Antidarwinianer im engeren Sinne zu erklären, wie dies viele mo-

---

3) de Vries, Arten und Varietäten und ihre Entstehung durch Mutation. Deutsch von H. Klebhan. Berlin 1906. S. 350.

derne Deszendenztheoretiker zu tun pflegen (z. B. Francè, Buckers a. A.). De Vries, wie wir gesehen haben, schreibt dem Darwin'schen Selektionsprinzip eine hervorragende Rolle bei der Erklärung der Genese der zweckmäßigen organischen Anpassungen, und das war ja die Grundidee Darwin's Zuchtwahlslehre. Es ist auch ganz falsch, wie wir schon erwähnt haben, den Mutationismus der Selektionstheorie in bezug auf die Art und Weise des Variierens gegenüberzustellen, da Darwin selbst ja außer den kleinen Variationen auch die sprungweise entstehenden (single variation) angenommen hat, obwohl er denselben nicht eine so große Bedeutung zugeschrieben hat, wie de Vries. Aber andererseits eliminiert, sozusagen, die Mutationslehre die größte Schwierigkeit des Selektionismus, d. i. die Wirkung der Selektion bei den Anfangsstadien nützlicher Eigenschaften. Wenn nützliche Eigenschaften auch sprungweise entstehen können, d. h. von Anfang an einen gewissen höheren Entwickelungsgrad zeigen, so ist in diesen Fällen natürlich die Wirkung der Auslese viel verständlicher. In dieser Hinsicht findet der Selektionismus in der Mutationslehre eine nicht unwichtige Stütze.

Kehren wir jetzt wieder zu den Lamarck'schen Anschauungen. In diesen letzteren herrscht, wie schon erwähnt, ein stark ausgeprägter Dualismus und zwar einerseits in bezug auf die Pflanzen und niederen Tiere und andererseits auf die höheren „mit Gewohnheiten und mit dem Willen" begabten Formen. Auf die ersteren wirken die äußeren Faktoren direkt, auf die letzteren aber — auf indirektem Wege und zwar folgendermaßen: jede größere und beständigere Änderung der „Verhältnisse", in denen die betreffenden, mit gehörig entwickeltem Nervensystem begabten Tiere sich befinden, wird von denselben gefühlt, wodurch sie „neue Bedürfnisse" hervorruft. Jede Änderung der Bedürfnisse ruft nun behufs ihrer Befriedigung neue Tätigkeiten, somit auch neue Gewohnheiten hervor; neue Tätigkeiten bewirken nun ihrerseits, dass das Tier manche Organe, die bis dahin wenig tätig waren, öfter gebraucht, wodurch diese Organe einer Vergrößerung oder einer Veränderung in einer gewissen Richtung unterliegen, wogegen andere durch Nichtgebrauch rückgebildet werden oder sogar gänzlich verschwinden.

In den zuletzt erwähnten Fällen wirken also die äußeren Agentien auf den Organismus nur indirekt, wobei in der Kette der Ursachen und Wirkungen folgende Elemente vorhanden sind: der äußere Faktor, das innere Gefühl — also ein psychisches Moment, Gebrauch des Organes, Funktionsänderung desselben, morphologische Veränderung des Organes.

Infolgedessen, dass diese Kette ein psychisches Element umfasst, bezeichnen wir diesen ganzen Wirkungskreis als Psycholamarckismus; derselbe umfasst im Sinne der Lamarck'schen Theorie auch den von Plate sogen. Funktionslamarckismus, der

nicht als etwas Selbständiges im Lichte der Lamarck'schen Anschauungen gelten kann.

Der Psycholamarckismus ist also nur ein Teil des Lamarckismus und er bezieht sich im Sinne den Anschauungen des französischen Denkers nur auf die höheren Tiere, die mit einem gehörig entwickelten Nervensystem und mit dem Willensvermögen begabt sind.

Es ist deshalb ganz falsch und irreleitend, den heutigen Psycholamarckismus — wie es die vielen Anhänger dieser modernen Richtung tun — als die Weiterentwickelung der Lamarck'schen Lehre überhaupt zu betrachten; er ist nur eine Anwendung eines Teiles der Lamarck'schen Lehre (welcher sich auf die höchsten Organismen bezog) an das sämtliche Tierreich und Pflanzenreich (Francé, Reinke), was jedoch der französische Forscher, als ein sehr kritischer Denker, nie zu tun gewagt hätte und auch nicht getan hat.

Die heutigen Psycholamarckisten haben die Anschauungen des französischen Forschers übertrieben, einen Bruchteil seiner Theorie haben sie auf die ganze organische Welt angewendet, Willenstätigkeit haben sie nicht nur den niederen Tieren, welche nach vielen neueren überzeugenden Experimentaluntersuchungen z. B. von Bethe größtenteils bloß als Reflexmaschinen angesehen werden müssen, sondern auch den Pflanzen, die des Nervensystems gänzlich entbehren, zugeschrieben. Das ist ein ganz naiver Anthropomorphismus, mit welchem die exakte Naturwissenschaft nichts zu tun hat. Hier kann man gut den tiefgreifenden Satz anwenden, dass wo Begriffe fehlen, stellt ein Wort zur rechten Zeit sich ein. Den Höhepunkt dieser naiven psycho-lamarckischen Anschauungen finden wir in den Auseinandersetzungen Francé's, in dessem Werke „Das Sinnesleben der Pflanzen" 1905. Die Anpassungen der Pflanzen, meint der Verfasser, entstehen durch eigene Bewirkung dieser Organismen, aber nicht auf passivem Wege. Die Tätigkeit des Organismus wirkt nach zweckstrebenden Prinzipien, indem er nach seinen durch Reize vermittelnden Empfindungen so handelt, dass seine Tätigkeit zwischen den verschiedenen Erregungen auswählt. In den Tätigkeiten des Organismus verrät sich also „Urteilskraft" und da nun kein Urteil ohne Empfindung, Wille und Vorstellung zustande kommt, diese aber die Elemente des seelischen Lebens sind, so haben wir das Recht — sagt Francé — die pflanzlichen Anpassungen auf eine „pflanzliche Seelentätigkeit" zurückzuführen, wobei es vorläufig gleichgültig bleibt, ob diese „als bewusst oder unbewusst zu betrachten sei"[4]). Noch interessanter sind die Auseinandersetzungen Francé's über die „drei Seelen" der Pflanzen und Tiere: einer „Zellenseele", einer „Körperseele" und einer „Gehirnseele".

4) Mir scheint „Urteilskraft ohne Bewusstsein" überhaupt undenkbar zu sein.

Wenn man solche Sachen liest, glaubt man, dass es keine Schrift eines Naturforschers des XX. Jahrhunderts, sondern eine Frucht des Denkens eines Vitalisten des XVII. oder anfangs des XVIII. Jahrhunderts sei. Sind diese verschiedenen Seelen Francé's nicht dem Seelenduumvirate des Paracelsus oder den verschiedenen zweckmäßig handelnden Archaeis van Helmont's ähnlich? Ist das wirklich eine wissenschaftliche Erklärung, wenn wir sagen, dass die „Seelen" der Zellen urteilen und zweckmäßig handeln? Wie kann man etwas mit Begriffen erklären, die selbst vollständig unklar sind?

Der deutsche Psycholamarckismus der Gegenwart lenkt, meiner Meinung nach, die wahre Wissenschaft in schlechte Wege und ist sogar gefährlich für die exakte wissenschaftliche Forschung. Hypothesen sind wohl nur dann nützlich, wenn sie als gute Arbeitshypothesen d. h. als Konstruktionen gelten, die der weiteren Forschung neue Wege eröffnen, aber mit den „Seelenhypothesen" wird die exakte Wissenschaft nicht weit vorwärts gehen.

Der heutige deutsche Psycholamarckismus wird meiner Meinung nach in der Zukunft ein ebenso dunkles und unfruchtbares Kapitel in der Geschichte der Wissenschaft darstellen, wie der weit größte Teil der deutschen Naturphilosophie des XVIII. Jahrhunderts.

Aber noch interessanter als die ganze obige Seelenhypothese ist die Meinung Francé's, dass übrigens die „Seelentätigkeit" der Organismen nicht in direkter Beziehung zu der Veränderlichkeit der Arten, also zur Deszendenz steht, in welcher Hinsicht der moderne Psycholamarckismus sich sehr beträchtlich von den entsprechenden Lamarck'schen Anschauungen unterscheidet. Die Entstehung der Arten — sagt Francé — scheint in erster Linie durch ganz andere nur „indirekt psychische", aber bis jetzt noch nicht genügend erforschte Fähigkeiten des Plasmas bedingt zu sein, von welchen die wichtigste ist: die Fähigkeit zu rapiden Organisationsveränderungen (Mutationen). Die ganze Sache verwickelt sich also noch viel mehr als bei Lamarck und gibt uns in der Wirklichkeit absolut keine Erklärung der Faktoren der organischen Entwickelung.

Ich bin also sehr weit davon entfernt, dem heutigen Psycholamarckismus[5]) eine größere wissenschaftliche Bedeutung zuzuschreiben, und ich halte die ganze Richtung für ein temporäres Kapitel in der Geschichte der Deszendenzlehre, von welchem in der Zukunft wenig Dauerhaftes übrig bleiben wird.

Jede Richtung in der Wissenschaft, sogar eine ganz verfehlte, ist aber vom historischen Standpunkte interessant, und nun möchte

5) Zu den psycholamarckischen rechne ich nicht die tiefgreifenden Ideen Semon's (Mneme), welche von manchen modernen Psycholamarckisten ganz falsch als zugehörig dieser Richtung erklärt worden ist.

ich die Aufmerksamkeit derjenigen, die sich für die Geschichte des Deszendenzgedankens interessieren, darauf lenken, dass zu den allerersten Vorläufern der psycholamarckischen Schule der berühmte polnische Dichter Julius Slowacki gehört, der in seinem Werke „Genesis z ducha“ d. h. „Genesis durch den Geist“, welches zwar Prosa, aber in höchst dichterischer und äußerst schöner Form im Jahre 1844 niedergeschrieben wurde, aber erst im Jahre 1874, lang nach dem Tode des Dichters (1849), zum erstenmal im Drucke (in Lemberg) erschienen ist, Ideen ausgesprochen hat, die uns sehr an die heutigen psycholamarckischen Anschauungen erinnern. Wir kennen ja manche Dichter, die dank ihrer Intuitionsgabe auf ganz deduktivem Wege Gedanken ausgesprochen haben, durch welche sie als Vorläufer gewisser wissenschaftlicher Theorien anerkannt worden sind. Zu solchen Dichtern gehören z. B. in der Geschichte der Deszendenzlehre Titus Lucretius, Herder, Goethe. Zu den Vorläufern des modernen Psycholamarckismus gehört nun Julius Slowacki.

In seinem Werke erzählt der Dichter dem Gotte, wie die organischen Wesen von den niedrigsten zu den höchsten und endlich bis zum Menschen sich selbst durch die Tätigkeit ihrer seelischen Kräfte oder des „Geistes“ gebildet haben.

Zuerst waren nur Anorganismen vorhanden, aber in denselben schlummerten schon Kräfte, Geister, die sich weiter herausbilden sollen. Sie haben „sich teilweise geopfert“ und dieses erste Opfer war der Tod; von nun an entstanden die Organismen, welche sich eben von den Anorganismen dadurch unterscheiden, dass sie dem Tode unterliegen. „In den Felsen — sagt S. — liegt schon der Geist, als ein Monument der vollkommenen Schönheit; er schlummerte noch zwar, aber er war bereit, selbst die Menschenformen zu bilden.“

Die ersten Lebenswesen entstanden, meint S., im Schoße des Ozeans. „Die enormen Spongiarien und Zoophyten entstammten den silbernen Wellen.“ Die kleinen Mollusken und die großen, mit ansehnlichen Augen versehenen Cephalopoden gehörten ebenfalls den frühesten Lebenswesen, welche sich im Ozeane herausgebildet haben.

In diesen Lebenswesen war „ein Gedanke und ein Fühlen“ vorhanden, ihr Geist wollte neue Formen schaffen und so entstanden die ersten „Reptilien“, ihre Köpfe aus dem Wasser des Ozeans emporhebend. Ihr „Geist mit einem immer größeren Fühlen versehen, strebte zu einer vollkommenen Entwickelung der Form“ und so „erschien bei ihnen neben dem Herzen die Brust, die Ernährerin, als ein Zeichen der Mutterliebe . . . und das Blut der Reptilien . . . verwandelte sich (teilweise) in Milch.“

So entstanden die ersten Säugetiere, aus welchen durch die weitere Tätigkeit des Geistes, welcher zur Bildung immer höherer Formen strebte, der Mensch entstanden ist „als das finale Ziel des schöpfenden Geistes auf der Erde".

Aus den Reptilien entwickelten sich unabhängig von den Säugern die ersten Vögel, welche sich zuerst „als Echsen mit einem Vogelschnabel und mit Flügeln" darstellten.

Die Pflanzen entwickelten und vervollkommneten sich ebenfalls infolge der immerwährenden Tätigkeit „der Pflanzenseele".

Indem der Dichter über die Entwickelung der menschlichen Seele und speziell der ethischen Eigenschaften des Menschen spricht, sagt er: „Die seltenen Tugenden in den Menschen besaßen auch ihre . . . Vorbereitungsformen in den alten Reichen der Geschöpfe, und das ist für mich ein Beweis, dass wir es eben dieselben im Geiste sind, welche wir diese Formen ehemals geschaffen haben." „Für die (künftige) Ausbildung der Arbeitsamkeittugend im Menschen arbeitete der Geist in den Bienen und Ameisen und in der ganzen unzählbaren Masse anderer Tiere". „Und zu den tierischen Instinkten und Tugenden kamen dem Menschen noch viele Produkte der Tätigkeit des Menschengeistes selbst hinzu . . ."

Alle diese Ideen sind bei S. in einer wunderschönen und hoch dichterischen Form ausgedrückt, vieles ist in diesen Ausführungen mystisch und unklar, aber der Gedanke, dass der Geist, dass das psychische in den Organismen selbst steckende Element ein Bildner der organischen Formen und Tätigkeiten war, wurde von ihm sehr klar ausgedrückt und in dieser Hinsicht gehört er zu den Vorläufern der ersten Psycholamarckisten, wie Vignal (1877), Salomon Butler (1878), Delpino (1887) und der modernen Verteidiger dieser Richtung.

Wir müssen jedoch hinfügen, dass was in der Mitte des vorigen Jahrhunderts, bei dem so niedrigen Zustande der biologischen Disziplinen und in der Seele eines Dichters, dem keine exakten Forschungsmethoden bekannt waren, als wirklich genial uns erscheint, das kann jetzt kaum als zutreffend und keineswegs mit dem exakten wissenschaftlichen Denken vereinbar erscheinen, da wir keine Beweise dafür anführen können, dass das höchst einfache psychische Leben der niederen Tiere die Entwickelung der hoch komplizierten und äußerst zweckmäßigen Einrichtungen im Bau und alle die so sehr zielstrebenden physiologischen Funktionen derselben bedingt hat, und auch keinen einzigen Beweis dafür haben, dass den Pflanzen psychische Fähigkeiten und irgendwelche Willenstätigkeiten überhaupt zukommen, trotzdem dass in der Pflanzenwelt ebenso viele und ebenso wunderbare zweckmäßige Anpassungen im Bau und in den Funktionen vorhanden sind, wie bei den Tieren.

Beim Menschen und den höchsten Tieren kann zwar bekanntlich die Psyche zweckmäßige, zum Erhalten des Lebens und zum Sieg im Kampfe ums Dasein führende Handlungen hervorrufen und direkt auf die entsprechenden physiologischen Tätigkeiten teilweise modifizierend einwirken (z. B. die Verstärkung gewisser Muskelgruppen nach dem bewussten verstärkten Gebrauch derselben), aber erstens ist es noch sehr fraglich, ob solche erworbene Eigenschaften sich auf die Nachkommen übertragen und zweitens ist es unbegründet, dies auf die ganze organische Welt zu übertragen und verallgemeinern. —

Über Hirnfurchen und Hirnwindungen.

Von L. Stieda.

(Schluss.)

3. P. Näcke — Hubertusburg. Vergleichung der Hirnoberfläche von Paralytikern mit der von Geistesgestörten. (Erweiterter, auf der Jahresversammlung des deutschen Vereins für Psychiatrie im April 1908 zu Berlin gehaltener Vortrag.) Separatabdruck aus der Zeitschrift für Psychiatrie und psychiatrisch-gerichtliche Medizin. Bd. 65. S. 856—900. Mit 12 Abbildungen.

4. Näcke — Hubertusburg. Die Gehirnoberfläche von Paralytikern. Ein Atlas von 49 Abbildungen nach Zeichnungen, erläutert und mit einer Einleitung versehen. Mit einem Vorwort von Geheimrat Dr. Flechsig in Leipzig W. — Leipzig, Vogel, 1909, II, S. 98.

5. P. Näcke, Beiträge zur Morphologie der Hirnoberfläche. 40 Seiten. (Sonderabzug aus dem Archiv für Psychiatrie. Bd. 46. Heft 2.)

Ehe ich zu dem Bericht über die drei hier vorliegenden Arbeiten Näcke's schreite, muss ich mit wenig Worten auf die Ergebnisse der vorher besprochenen Arbeiten Kohlbrügge's zurückkommen. Es geschieht dies in der Voraussetzung, dass auch solche Leser diesen Bericht über Näcke's Arbeiten in die Hände bekommen, die die Arbeiten Kohlbrugge's bisher nicht gelesen haben.

Kohlbrugge ist auf Grund außerordentlich fleißiger und mühsamer Untersuchungen verschiedener Gehirne (Javanen, Malayen und Europäer) zu der Ueberzeugung gelangt, dass die Hirnwindungen und Furchen bei den verschiedenen Rassen sowie bei verschiedenen Menschen, bei hoch und niedrig stehenden, bei begabten und unbegabten, außerordentlich variieren. Die Variationen aber haben, so schließt Kohlbrugge, keine besondere Bedeutung, — es fehlt uns zunächst, trotz vielfacher Arbeiten, an einer Grundlage, um feststellen zu können, inwieweit die Windungen der einzelnen Hirne von einer mittleren Form abweichen. Er bezweifelt ferner, dass es den Forschern gelingen würde, aus einer größeren Anzahl beliebiger Gehirne, ganz einerlei, woher die Gehirne stammen, ob aus einem Seziersaal Europas oder aus anderen Weltteilen (Rassen), das Gehirn eines berühmten Mannes herauszufinden. Er zweifelt an der Existenz bestimmter Rassenmerkmale an den Gehirnen, ebenso

wie er daran zweifelt, dass sich die Gehirne berühmter Männer oder Frauen durch gewisse anatomisch erkennbare Merkmale auszeichnen. Er findet, dass die Beschreibung einzelner Gehirne solcher berühmter Männer einstweilen eine undankbare Arbeit ist. Sergi (Rom), der das Gehirn der Hereros untersucht hat, ist auch zu der Ansicht gelangt, dass es nicht möglich ist, Rassenmerkmale an den Gehirnfurchen zu finden.

Unabhängig von Kohlbrugge bin ich, freilich auf einem ganz anderen Wege, zu einem gleichen Ergebnis gelangt, dass die Hirnwindungen und Furchen außerordentlich variieren und ihre Variationen deshalb ohne jegliche Bedeutung sind. Als ich meine Abhandlung über das Gehirn Sauerweins, des großen Sprachkundigen, abschloss, kannte ich die erste vorher schon erschienene Arbeit Kohlbrugge's noch nicht. Die zweite Arbeit Kohlbrugge's ist nach meiner Abhandlung im Druck erschienen, und zu meiner nicht geringen Befriedigung finden meine Ansichten durch Kohlbrugge nicht nur freundliche Berücksichtigung, sondern auch Anerkennung.

Ich bin nun, wie bemerkt, auf einem anderen Wege zu demselben Ergebnis wie Kohlbrugge gelangt. Ich sage — nach Untersuchung des Gehirns Sauerweins und mit Hinweis auf die einschlägige Literatur (Retzius, Hansemann, Sernow u. a.) aus der morphologischen Verschiedenheit der Hirnwindungen kann man nichts schließen. Die anatomische Untersuchung der verschieden gestalteten Hirnhemisphären ergibt keine Anhaltspunkte, auf deren Grundlage die höhere oder geringere Begabung des Hirnbesitzers, oder einzelne hervorragende Fähigkeiten, geistiger wie manueller Art, erkannt werden können. Aus dem materiellen Substrat kann man auf die Verrichtungen nicht schließen. — Ich habe weiter gesagt: die verschiedene morphologische Beschaffenheit der Hirnoberfläche, d. h. die verschiedenen, so überaus stark wechselnden Formen und Gestalten der Windungen und Furchen der Gehirnhemisphären haben keineswegs die große Bedeutung, die man behauptet hat. Gewisse Furchen und gewisse Windungen sind allen Menschengehirnen in gleicher Weise eigen — ganz einerlei, wie die geistigen Eigenschaften der Hirnträger während des Lebens beschaffen waren. Auch diese Furchen und Windungen lassen unzweifelhaft Unterschiede erkennen nach Alter, Geschlecht und Rasse. Es ist Aufgabe der morphologischen Wissenschaft, diese festen und bestimmten Windungen festzustellen. Aber viele Furchen und Windungen, die außerdem im Gehirn vorkommen, sind ohne jegliche Bedeutung. Sie sind zufällig, sie sind individuell; eine funktionelle Bedeutung haben sie nicht.

Ich bin, dem Rat Hansemann's folgend, auf einem anderen Wege zu demselben Resultat wie Kohlbrugge gelangt. Ich habe meine Ansicht scharf und deutlich ausgesprochen: meine Absicht war, den Glauben an die Wichtigkeit der grob anatomischen Untersuchung der Hirnoberfläche zu erschüttern, die Meinung von der Bedeutung der individuellen Verschiedenheit der Furchen und Windungen für die psychische Funktion zu untergraben.

Ich suche in dem feineren Bau des Hirnes die Ursache für die Verschiedenheit der psychischen Funktionen — aber das gehört wohl nicht hierher.

Näcke steht nun auf einem ganz anderen Standpunkt als Kohlbrugge und ich, und zwar auf einem vollkommen entgegengesetzten Standpunkte. Er hat sich sowohl gegen meine Ansicht als auch gegen Kohlbrugge ausgesprochen. Er meint, Kohlbrugge träte ziemlich revolutionär auf. Näcke hat die vorgefasste Meinung, dass das Gehirn der Geisteskranken, insonderheit das Gehirn der Paralytiker, schon äußerlich gewisse anatomische Charaktere zeigen müsse, aber, dass die Eigentümlichkeiten der psychischen Tätigkeit mit grob anatomischer, dem unbewaffneten Auge sichtbaren Verschiedenheiten der äußeren Gehirnoberfläche — Furchen und Windungen in Beziehung zu setzen sind. Näcke verglich deshalb das Gehirn normaler Menschen (was man so normal nennt, d. Ref.) mit dem Gehirn von Paralytikern.

Näcke hat nun einen ausgezeichneten Atlas mit außerordentlich gut dargestellten Abbildungen der Hirnhemisphären von Paralytikern geschaffen — die Abbildungen sind von bleibendem Wert —, das ist das Hauptverdienst der Arbeit. Der den Atlas begleitende Text ist sehr kurz, eine ausführliche Darstellung gibt Näcke in den beiden anderen Abhandlungen.

Flechsig, der Psychiater, hat zur Arbeit Näcke's ein Vorwort geschrieben. Er weist darauf hin, dass unzweifelhaft zwischen Syphilis und progressiver Paralyse Beziehungen bestehen. Er fragt aber dann, woher es komme, dass trotz der großen Verbreitung der Syphilis doch nur ein kleiner Teil aller syphilitisch Erkrankten von der Paralyse befallen wird. Man muss hier eine individuelle Disposition annehmen. Worin besteht diese Disposition? Gibt sich vielleicht eine individuelle Disposition in der Anordnung der Furchen und Windungen — in der äußeren Hirnoberfläche kund? Sind die Paralytiker vielleicht schon durch die Anordnung der Furchen und Windungen ihrer Hirnhemisphären zur Paralyse disponiert? Das aber will Näcke, der den Lehren Lombroso's in vielen Stücken huldigt, hier erforschen. Flechsig sagt mit Recht, Näcke habe sich auf ein sehr schwieriges Gebiet begeben. Dann sagt Flechsig, es ist sehr fraglich, ob es einen normalen Windungstypus gibt. Es ist ferner fraglich, innerhalb welcher Grenzen der normale Windungstypus — ohne pathologische Veränderung — variieren kann. Referent stimmt dieser Meinung Flechsig's ohne weiteres zu. Wir sind über die Art und Weise der Bildung der Gehirnwindungen und Furchen noch wenig unterrichtet, — doch ich will nicht abschweifen. Flechsig weist mit Recht auf die verschiedene Entwickelung und Entstehung der Leitungsbahnen — gewiss mit vollem Recht. Vorderhand sind die Anlagen und das Wachstum der Leitungsbahnen das am besten bekannte mechanische Moment bei der Entstehung der Windungen und Furchen. Inwieweit nun in Paralytikergehirnen sich ganz besonders im Bereich der Assoziationszentren solche Anomalien (Varietäten) der Furchen und

Windungen finden, kann erst durch genaue Abbildungen möglichst zahlreicher Gehirne erkannt werden. Flechsig meint, dass die Arbeit Näcke's den Anstoß zu einer weitgreifenden Bewegung auf wissenschaftlichem Gebiet, besonders mit Rücksicht auf die fundamentalen Fragen nach der Bedeutung der äußeren Form der Hirnhemisphäre für die geistige Konstitution geben wird.

Gehen wir nun zu Näcke's eigener Mitteilung über. Näcke ist der Ansicht, dass die Paralytiker durch ihre Gehirnorganisation zur Paralyse disponiert sind; er schließt das aus der Tatsache, dass die Syphilitischen häufiger an Paralyse erkranken als andere. Ob dieser Schluss an und für sich richtig ist, will ich hier nicht erörtern; es ließe sich vielleicht die häufigere Erkrankung von Syphilitischen an Paralyse in anderer Weise erklären als Näcke es meint. Allein ich will mich hier nicht auf ein fremdes Gebiet begeben. Ferner könnte nach Näcke auch die Erblichkeit eine Rolle spielen. Weil Näcke nun die Gehirnorganisation, insonderheit die Hirnoberfläche, als diejenige Lokalität des Gehirns ansieht, die zur Paralyse disponiert, so hat er eben gerade die Gehirnwindungen und Furchen von Paralytikern einer genauen Untersuchung unterworfen und mit den Gehirnen sogen. normaler Menschen verglichen. Näcke hebt hervor, dass man im allgemeinen der Hirnoberfläche weniger Aufmerksamkeit geschenkt hat als den anderen Teilen des Gehirns, worin ich meinem verehrten Freund nicht beistimmen kann: die Literatur über die Gehirnwindungen und Furchen ist ganz außerordentlich groß. Vielleicht hat Näcke aber recht, wenn er die eingehende Untersuchung pathologischer Gehirne für wünschenswert hält -- er meint damit offenbar die Untersuchung der Gehirne Geisteskranker. Er weist auf die Lombroso-Schule, auf die Erforschung der Verbrecherhirne (Benedikt Tenchini u. a.). Dann schreibt der Autor: „Es lag nun nahe genug, hier am Gehirn (der Verbrecher) Entartungszeichen, Stigmata, anzunehmen, wie man solche an dem übrigen Körper aufgestellt hat. Man erkannte jedoch sehr bald, dass die Verbrecher auch nicht ein einziges charakteristisches Symptom an Gehirnrelief besitzen, man beobachtet, dass die sogen. Stigmata sich gleichfalls und meist in gleicher oder gar größerer Häufigkeit bei Irren und Idioten vorfanden, ja, gar nicht selten sogar, bei geistig Gesunden vorhanden waren. Man erkannte nunmehr, dass es sich nur um eine Frage der Quantität und nicht der Qualität handelt, ganz wie bei den sonstigen körperlichen Degenerationszeichen.“ — Ueber Näcke's Auffassung in betreff der Stigmata will ich mich hier nicht ausführlich äußern. Ich erkenne den sogen. Stigmata gar keine Berechtigung der Existenz zu — es sind das nichts weiter als Varietäten und Variationen.

Um nun einen Vergleich der Gehirne sogen. normaler Menschen und den Gehirnen von Geisteskranken zu ermöglichen, brachte Näcke in seinem Atlas eine große Anzahl von Abbildungen der Gehirne paralytischer Kranker. Näcke hat damit unzweifelhaft der Wissenschaft einen großen bleibenden Dienst erwiesen.

Die gelieferten Abbildungen sind sehr gut ausgeführt, in natürlicher Größe; sie sind besser als Photographien.

Näcke untersuchte Paralytiker und Normale, um die Gehirne miteinander vergleichen zu können, 112 Hemisphären von Paralytikern und 60 Hemisphären von Normalen, darunter 30 Gehirne von Paralytikern aus Hubertusburg und Colditz, 26 Gehirne aus der psychiatrischen Klinik in Leipzig und 15 Gehirne von Geistesgestörten aus dem Krankenhause Dresden-Friedrichstadt. Ein Teil dieser Gehirne ist in dem Atlas abgebildet. Die Methode der Konservierung der Gehirne kommt hier nicht in Betracht. Eine Zusammenstellung der Ergebnisse in Form einer Tabelle findet sich auf S. 4 des Atlas und auf S. 892 der ersten Abhandlung. Die Untersuchungen und die Vergleiche sind hier im Text zum Atlas kurz und bündig mitgeteilt. Näcke schreibt:

„Es fällt uns nun bei Betrachtung dieser Tabelle zunächst auf, dass sogar für selten gehaltene Bildungen, wie sie Taschen, Trichter, Deckelgebilde, Affenspalte bei den Normalen gleiche, z. T. höhere Zahlen sich zeigen." Referent hätte hieraus geschlossen, dass die Gehirne von Paralytikern sich von den Gehirnen normaler Menschen — soweit hierbei die Hirnwindungen und Furchen berücksichtigt werden —, nicht unterscheiden. Und wie schließt Näcke? Er schließt, dass seine 15 sogen. Normalgehirne z. T. gewiss von Minderwertigen stammten, wie solche ja in öffentlichen Krankenhäusern oft genug sich finden. Die sogen. Normalgehirne weichen nämlich in ihrer Konstitution so sehr von dem üblichen Normalschema ab, dass Näcke überzeugt ist, der Zufall habe ihm einen losen Streich gespielt. Um aber doch in gewissem Sinne seine Ansicht über die vom Normalen abweichende Beschaffenheit der Paralytiker hier doch zu begründen oder einwandfrei zu verteidigen, weist Näcke darauf hin, dass gewisse Bildungen bei Paralytikern häufiger auftreten als bei Normalen und dass gewisse andere Anomalien nur bei Paralyse sich zeigten. Referent muss hier gegen den Ausdruck Anomalien Einspruch erheben — dass die „gewissen Bildungen" Anomalien sind, soll erst noch bewiesen werden; vorläufig dürfen wir sie nur als Varietäten (Variationen) bezeichnen.

Näcke sieht sich genötigt, hier zuzugeben, dass das paralytische Gehirn nichts Charakteristisches in seinem Aeußern aufweist — aber, meint er, so sehen wir doch immerhin bedeutsame Quantitätsunterschiede in der Häufigkeit gewisser seltener Gebilde — im Vergleich mit dem normalen Gehirn auftreten.

„Da nun," heisst es, „wie ich in früheren Arbeiten zeigte, sowohl die äußeren als auch die inneren Degenerationszeichen, endlich auch die seltenen Variationen an der Hirnoberfläche bei den Paralytikern entschieden häufiger sind als bei Normalen — besonders aber die Hemmungsbildungen, so ist die Annahme, dass die paralytischen Gehirne zumeist ab ovo minderwertig, weniger resistent, mehr oder weniger invalide sind, uns wahrscheinlich geworden." — Schließlich weist Näcke auf die vielfach verbreitete und, wie es scheint, sicher bestätigte Ansicht hin, dass die Paralyse erblich ist.

(Erste Abhandlung, S. 878—879.) Die Frage, ob die Paralyse erblich ist oder nicht, können wir hier beiseite lassen. —

Zum Schluss halte ich es für zweckmäßig, noch einige Worte über das Hirngewicht zu sagen. Ich selbst lege der Verschiedenheit des Hirngewichts gar keinen Wert bei. Hansemann sagt bezüglich des Hirngewichts: „Darüber sind heutzutage alle Untersucher einig, dass das Gewicht des Gehirns außer allem Zusammenhang mit den geistigen Fähigkeiten des Menschen steht.“ Hansemann gibt auf das Hirngewicht — nichts! Ich verweise auf die Ergebnisse in betreff des Hirngewichts. — Kohlbrugge hält auch nichts von der Bedeutung des Hirngewichts.

Im Gegensatz dazu stellt Spitzka fest, dass das Hirngewicht amerikanischer Männer (137 resp. 115 große Männer) weit über das Durchschnittsgewicht hinausgeht. Näcke schließt sich an die Ergebnisse Spitzka's an und schreibt: „Auf alle Fälle haben wir also in dem Hirngewicht einen der Faktoren bezw. der Intelligenzhöhe vor uns. Dasselbe gilt, fährt Näcke fort, auch sehr wahrscheinlich von dem Windungsreichtum, — meiner Ansicht nach variiert das Hirngewicht auch um ein bestimmtes Mittel, aber die Verschiedenheit des Gewichts ist bedeutungslos.

Um darzutun, zu welchen sonderbaren Schlüssen man gelangt, wenn man dem Hirngewicht eine gewisse Bedeutung zugesteht, zitiere ich hier die Worte eines wahrscheinlich wenig bekannten Autors; Dr. Ed. Richter, früher Privatdozent an der Universität Greifswald, schreibt in seinem Grundriss der normalen menschlichen Anatomie 1896, S. 587: Das menschliche (soll heißen: das männliche) Gehirn wiegt durchschnittlich 1375 g, das der Weiber ist um 100 g leichter. Am schwersten ist das Gehirn der Anatomen, Dichter und Chinesen (ca. 1800 g), am leichtesten das der Physiologen, Neger und Indianer (ca. 1300 g). Das Gehirn enthält ca. 80% Wasser. — — Richter hat sich doch nicht diese Zahlen ausgedacht, sondern er hat sie — mir ist es nicht bekannt, woher — genommen. Zugegeben, dass wirklich ein Physiologe ein leichtes Gehirn (ca. 1200 g) und ein Anatom ein schweres Gehirn von ca. 1800 g gehabt hat, darf man daraus auf die Intelligenz dieser Gelehrten einen Schluss ziehen? — Spitzka hat für die Amerikaner ein größeres Gehirn gefunden als für Europäer — sind alle Amerikaner wirklich intelligenter als die Europäer? Buschan gibt das Hirngewicht der Chinesen größer an als das der Europäer und schließt daraus, dass die durchschnittliche Bildung der Chinesen bedeutender als die der Deutschen ist.

Sind das nicht Beispiele genug, um darzutun, dass für die Beurteilung der Intelligenz das Hirngewicht keine Bedeutung hat?

Näcke sieht in dem Hirngewicht einen Faktor der Intelligenz — in dem Windungsreichtum einen anderen Faktor. Ich verweise auf die Ergebnisse Kohlbrugge's, dem ich vollkommen beistimme. Weder das Hirngewicht noch der Windungsreichtum liefern einen Beweis für die Intelligenz. Soll ich zum Schluss noch auf den Windungsreichtum eines Tierhirns hinweisen? Cetaceen und

Schafe haben bekanntlich sehr windungsreiche Hirne — wie steht es mit der Intelligenz dieser Tiere? —

Zwischen den Ansichten Näcke's einerseits und Kohlbrugge's und meinen eigenen andererseits besteht eine große Kluft — Kohlbrugge wird von Näcke als revolutionär bezeichnet, Kohlbrugge urteilt über die Arbeit Näcke's: das Hauptverdienst der Arbeit liegt in dem unvergänglichen Wert der Abbildungen. —

Es bleibt anderen Forschern überlassen, die Kluft zu überbrücken und zu entscheiden, welche von beiden Ansichten die richtige ist.

Die Zukunft wird entscheiden.

6 Prof. W. von Bechterew und Prof. Weinberg, Das Gehirn des Chemikers D. J. Mendelejew. 22 S. Leipzig 1909. Mit einem Bildnis Mendelejews und 8 Tafeln. (Anatomische und entwickelungsgeschichtliche Monographie, herausgeg. von Prof. Wilhelm Roux, 1 Heft.)

Der in St. Petersburg im Alter von 74 Jahren verstorbene russische Chemiker D. J. Mendelejew war ein hervorragender Gelehrter und ausgezeichneter Mensch. Das gab dazu Veranlassung, dass die oben genannten Forscher das Gehirn Mendelejew's eingehend untersuchten. Sie hofften, das Gehirn würde eine andere Beschaffenheit darbieten als das Gehirn gewöhnlicher Menschen.

Das Gehirn wird im Museum des psycho-neurologischen Instituts in St. Petersburg aufbewahrt.

Eas absolute Gewicht betrug unmittelbar nach der Entnahme aus der Schädelhöhle ohne Dura mater 1571 g; das Gehirn wurde in einer 2 %igen Lösung von Formaldehyd gehärtet und dann mit besonderer Berücksichtigung der Oberfläche genau untersucht. Wir können selbstverständlich die Einzelbeschreibung hier nicht wiederholen; doch sei bemerkt, dass das Gehirn eurencephal ist.

Aus der kritischen Beurteilang des Befundes hebe ich hervor: Nach der Ansicht der beiden oben (p. 13) genannten Forscher „verkörpert das Gehirn in morphologischer Beziehung kaum eine bloße Wiederholung des gewöhnlichen durchschnittlichen Aufbaues der Furchen in sich". Vielmehr sind bestimmte Abweichungen von diesem Typus vorhanden, die sich schon der oberflächlichen Betrachtung nicht entziehen. Diese charakteristischen Merkmale finden sich vor allem in zwei Regionen, nämlich am Stirnhirn und am Scheitelhirn. Nämlich: die als sogen. Sprachwindung unterschiedene Stelle nimmt in der linken Hemisphäre ein größeres Areal ein als rechts. Das sei in gewissem Sinne nicht anders zu erwarten. Doch muss bemerkt werden, dass diese Differenz zwischen rechts und links an gewöhnlichem Seziermaterial sehr häufig nicht in so deutlicher Weise ausgesprochen gefunden wird. Eine besonders reiche Form ist in unverkennbarer Weise der Parietalregion aufgeprägt, auch hier tritt die linke Gehirnhälfte als dominierend hervor. Aehnliche Entfaltungen hat man im Gehirn hervorragender Naturforscher (z. B. Liebig's) getroffen.

Es ist außerordentlich zu bedauern, dass die beiden Autoren die früher erschienenen Arbeiten Kohlbrugge's nicht gekannt haben, — sie würden sich dann etwas überlegt haben, ob sie die unzweifelhaft hervorragenden Geisteskräfte Mendelejew's und den Befund der Hirnwindungen so direkt miteinander in Verbindung gebracht hätten. Die Befunde von Mendelejew's Gehirn findet man auch an anderen gewöhnlichen Gehirnen.

Die Autoren fällen gelegentlich über meine Arbeit und meine Ansicht[1]) ein sehr abfälliges Urteil. Ich finde keine Veranlassung, hier in eine Diskussion einzutreten — ich empfehle den beiden Autoren aber das eingehende Studium der Arbeiten Kohlbrugge's und die anerkennende Kritik desselben Autors über meine Arbeit.

Und wie beurteilt Kohlbrügge die Arbeit der beiden Autoren? Er sagt: „Uebrigens ist die Beschreibung solcher Gehirne einstweilen eine undankbare Arbeit, denn wir besitzen noch viel zu wenig, um allgemeine Schlüsse zu ziehen. — Die Verfasser drücken sich zwar sehr vorsichtig aus, aber es fragt sich, ob ihre Auffassung, dass die gefundene außerordentliche Ausbildung des Frontal- und Parietalhirns irgendetwas mit den genialen Anlagen zu tun hat, richtig ist." —

Dieser Kritik muss ich auch zustimmen. Wir sind heutigen Tages noch weit davon entfernt, irgendwelche positive Aussage über die Beziehungen der verschiedenen Formen, Windungen und Furchen zu besonderen geistigen Fähigkeiten zu machen. Der Schwerpunkt liegt nicht in der äußeren Form der Windungen, sondern in dem feineren histologischen Aufbau der Hirnrinde. Es ist gewiss eine sehr verdienstvolle und pietätvolle Handlung, das Gehirn hervorragender Personen zu untersuchen, aber weiter auch nichts. — Ob eine Leber einige Einschnitte hat oder nicht, ist für die Sekretion der Galle sehr gleichgültig, — das Gleiche gilt für die Windungen des Hirns, ob ein paar Furchen mehr oder weniger sind, ist für die psychische Fähigkeit sehr gleichgültig. Man nehme die Arbeit Näcke's in betreff des Gehirns normaler und paralytischer Individuen in die Hand; — die Autoren aber, deren Arbeiten — trotz allen Fleißes — auf so unsicherer Grundlage beruhen, sollten nicht über die abweichende Ansicht anderer Autoren so hart aburteilen — die Zukunft wird lehren, wer recht hat.

Über die Mykoplasmatheorie,
ihre Geschichte und ihren Tagesstand.

Von Prof. Dr. Jakob Eriksson.

Neuerdings hat Prof. Dr. C. Mareschkowsky (Kasan) in einem Aufsatze „Theorie der zwei Plasmaarten als Grundlage der Symbiogenesis" (Biol. Centralbl. 1910, S. 281—282) als Bezeich-

1) L. Stieda. Das Gehirn eines Sprachkundigen (Zeitschr. f. Morphologie u. Anthropologie Bd. XI, Heft 1, S. 83—138 mit Taf. V).

nung für eine von ihm beschriebene Plasmaart das Wort „Mykoplasma" gewählt, welches Wort früher von mir einem plasmatischen Entwickelungsstadium gewisser Uredineen gegeben worden ist. Professor Mareschkowsky motiviert seine Wahl damit, dass das von mir mit demselben Namen bezeichnete Plasma „höchstwahrscheinlich nicht existiert" und dass man „darum diesen Terminus als frei geworden ansehen kann". Er beruft sich für diese seine Meinung auf eine Publikation von H. Marshall Ward, „On the histology of *Uredo dispersa* (Eriksson) and the Mykoplasma Hypothesis (Proc. Roy. Soc., Vol. 71, London 1903, March 12, S. 353; — Phil. Trans. Roy. Soc., Ser. B, Vol. 196, London 1903, S. 29—46). Es scheint aber dem Prof. Mareschkowsky vollständig entgangen zu sein sowohl meine auf die Ward'sche Arbeit gleich folgende Erwiderung, „The researches of Professor H. Marshall Ward on the Brown Rust on the Bromus and the Mycoplasm Hypothesis" (Kgl. Sv. Vet.-Akad., Arkiv f. Botanik, Bd. 1, May 13, Stockholm 1903), wie auch die ganze folgende Literatur über dasselbe Thema.

Unter solchen Umständen fühle ich mich aufgefordert, über die Entstehung, die Entwickelung und den Tagesstand der Mykoplasmatheorie hier kurz zu berichten.

Im Jahre 1890 begann ich eine eingehende Untersuchung über die Getreideroste. Schon in den ersten Jahren dieser Untersuchung wurde ich dadurch überrascht, dass ich beim Streben, meine Wahrnehmungen mit der allgemein herrschenden Lehre von der Natur und Entwickelungsgeschichte der betreffenden Pilze in Einklang zu bringen, wieder und wieder Schwierigkeiten auffand, die mir unverständlich, ja unlöslich, waren und blieben. Die Resultate der Studien und Versuche aus den fünf ersten Jahren wurden teils in dem größeren Werke „Die Getreideroste" (Stockholm 1896) teils in einer Reihe von kleineren Spezialabhandlungen dem wissenschaftlichen Publikum vorgelegt. Im Laufe der Jahre war ich mehr und mehr zu der Überzeugung gekommen, dass man neben den schon längst bekannten Sporen- und Mycelium-Stadien bei diesen Pilzen noch ein drittes, früher unbeachtetes Stadium voraussetzen müsse, in welchem der Pilz als Plasma im Inneren der Zellen der Nährpflanze lebe. Jedem aufmerksamen Leser des Buches „Die Getreideroste" muss dieser Gedanke von einer eventuell vorhandenen inneren Krankheitsquelle in der Pflanze selbst als ein durchscheinender roter Faden aufgefallen gewesen sein, wenn auch das Wort nicht offen ausgesprochen wurde.

Dies geschah erst im Jahre 1897, als ich kurze Notizen über diese innere Krankheitsquelle, die ich im Worte Mykoplasma einbegriff, teils der Pariser Akademie („Vie latente et plasmatique de certaines Urédinées"; Compt. rend., 1 Mars,

S. 475—477) teils der Deutsch. Botan. Gesellsch. („Der heutige Stand der Getreiderostfrage"; Ber. d. Deutschen Botan. Gesellsch., 24. März, S. 193—194) vorlegte. Einige Jahre später motivierte ich meine Meinung ausführlicher in dem Werke „Sur l'origine et la propagation de la Rouille des Céréales par la Semence" (Ann. d. Sc. Nat., Sér. 8, 1900, S. 1—124; 1901, S. 1—160).

Zu dieser Zeit hatte ich jedoch nicht das wirkliche Mykoplasma gesehen. Ich nahm es nur hypothetisch an. Was ich mit meinen da benutzten einfacheren Schneide- und Färbungsmethoden hatte entdecken können, das war eine Anzahl in gewissen Grasblattzellen vorhandener „eigentümlicher, länglicher, meistens schwach gebogener, plasmatischer Körperchen (corpuscules spéciaux)", die ich als die erste sichtbare Form, in welcher der Pilz aus dem plasmatischen in den hyphenbildenden Zustand hervortrat, betrachten wollte.

In den Jahren 1902 und 1903 wurde die Mykoplasmafrage mit Hülfe der modernen cytologischen Einbettungs-, Schneide- und Färbungsmethoden zu erneuter Behandlung aufgenommen. Ich hatte das Glück und das Vergnügen, bei dieser Untersuchung den geschickten Cytologen Professor Dr. Georg Tischler in Heidelberg als Mitarbeiter zu erwerben.

Durch diese Untersuchung wurde die Mykoplasmafrage auf einem festen Boden gestellt. Es gelang uns nämlich, und zwar schon im ersten Sommer (1902), in gewissen chlorophyllführenden Blattgewebezellen vor dem Hervorbrechen der ersten Uredopusteln ein mehr oder weniger trübes Plasma zu entdecken, das wir als ein inniges Gemisch von gewöhnlichem Zellprotoplasma und Pilzplasma, d. h. als wirkliches Mykoplasma betrachten müssten. Gleichzeitig wurde es uns auch klar, dass die von mir früher als „corpuscules spéciaux" beschriebenen Bildungen nicht anders sein könnten als abgeschnittene Haustorienzweige.

Im darauffolgenden Frühjahre (1903) erschien die von Prof. Mareschkowsky zitierte Arbeit von Marshall Ward, wo dieser auch die wahre Natur der „corpuscules spéciaux" beschreibt, aber außerdem noch sein verwerfendes Urteil über die Mykoplasmahypothese im ganzen ausspricht. Gleich folgte meine oben zitierte Erwiderung „Researches etc.", wo ich zeige, dass M.-W. das nach Infektion mit Uredosporen direkt entstehende Mycelium mit meinem Mykoplasma verwechselt hat[1]) und wo ich übrigens zu dem Schlusse

1) Ein Missverständnis von dem, was ich mit Mykoplasma verstehe, findet man auch bei seinem Schüler, Pole Evans, indem dieser in seinem Aufsatze, „The cereal rusts", I (Ann. of Bot., Vol. 21, London 1907), wo er das Eindringen des uredogeborenen Myceliums beschreibt (S. 441), „the Mycoplasm hypothesis" damit kennzeichnet, dass „the mycelium perennates in the form of a naked intercellular plasma". Nach meiner Darstellung überwintert das Mycelium nicht,

komme, „that the histological research which M.-W. tells us that he has carried out ... has in no degree refuted, or even touched upon the theory I have advanced".

Die erste Mitteilung über die aus der neuen cytologischen Untersuchung gewonnenen Resultate wurde der Pariser Akademie bei der Sitzung am 12. Oktober 1903 in der Notiz „Sur l'appareil végétatif de la rouille jaune des Céréales" (Compt. rend., T. 137, S. 578—580) vorgelegt. In dieser Notiz beschrieb ich sehr kurz die verschiedenen vegetativen Entwickelungsstadien des Gelbrostpilzes (*Puccinia glumarum*): 1. Mykoplasma, 2. Protomycelium, 3. Mycelium und Pseudoparenchym und 4. Hymenium.

Im Jahre 1904 erschien der erste Teil der Publikationsserie „Über das vegetative Leben der Getreiderostpilze" (Kgl. Sv. Vet. Akad. Handl., Bd. 37, Nr. 6, Stockholm, S. 1—19. Mit 3 Tafeln), in welchem Prof. Tischler und ich zusammen die in meiner vorläufigen Mitteilung besprochenen Entwickelungsstadien des Gelbrostpilzes ausführlicher beschreiben und in Bildern veranschaulichen[2]). Rücksichtlich der „corpuscules spéciaux" sagen wir (S. 17, Fußnote 1) folgendes: „Dass abgeschnittene Teile der Haustorienstadien früher als Mycelienkeime unter den Namen ‚corpuscules spéciaux' mit Unrecht von J. Eriksson gedeutet wurden, war uns schon im Sommer 1902 offenbar, also viel früher als M. Ward seine Arbeit ‚On the histology etc.' der Londoner Akademie vorlegte."

In den bis dahin vorliegenden Untersuchungen und Publikationen fand sich aber noch eine ärgerliche Lücke. Den Zusammenhang zwischen dem intrazellularen Plasmastadium und dem interzellularen Myceliumstadium hatten wir nicht in befriedigender Weise darlegen können. Diesen Mangel heben wir (S. 15) in folgenden Worten hervor: „Nach den bis jetzt vorliegenden Auseinandersetzungen und Untersuchungen unterliegt es für uns keinem Zweifel, dass das intrazellulare Mykoplasma und das interzellulare Protomycelium genetisch zusammengehören. Nur sind die Einzelheiten im Übergang von jenem zu diesem Stadium noch nicht so vollständig und genügend aufgeklärt worden, dass wir jetzt auf diese Übergangsfrage näher eingehen können oder wollen."

Diese Lücke konnte ich doch bald ausfüllen. Das geschah in nächstfolgenden Publikationen aus den Jahren 1904 und 1905. Die erste Notiz davon gab ich wieder der Pariser Akademie bei ihrer

---

und das Plasma lebt auch nicht interzellular. Das Mykoplasma ist ein überwinterndes intrazellulares Plasma.

2) Von dieser Untersuchung spricht auch G. Tischler selbst in seinem Aufsatze, „Kurzer Bericht über die von Eriksson und mir ausgeführten Untersuchungen über das vegetative Leben des Gelbrostes" (Biolog. Centralbl., Bd. 24, 1904, S. 417—423).

Sitzung am 4. Juli 1904 im Aufsatze „Nouvelles recherches sur l'appareil végétatif de certaines Urédinées“ (Compt. rend., T. 139, S. 85—87) und ausführlicher wurde das Thema in neuen Teilen der Publikationsserie „Über das vegetative Leben der Getreiderostpilze“ (II, „*Puccinia dispersa* in der heranwachsenden Roggenpflanze“ und III, „*Puccinia glumarum* in der heranwachsenden Gerstenpflanze,“ Kgl. Sv. Vet. Akad. Hand., Bd. 38, Nr. 3, Stockholm 1904; — und IV, „*Puccinia graminis* in der heranwachsenden Getreidepflanze,“ Ib., Bd. 39, Nr. 5, Stockholm 1905) behandelt. Ich beschreibe hier zwei verschiedene Stadien im Plasmaleben der Pilze. Das erste ist das Ruhestadium, in welchem der Pilz nur als ein mit dem Zellplasma symbiotisch zusammenlebendes Plasma auftritt. Dieses Stadium kann Monate lang fortdauern. Am Ende desselben tritt eine auffallende Hypertrophie des Zellkerns in der plasmaführenden Zelle zum Vorschein. Damit beginnt auch das zweite Stadium des Mykoplasmas, das Reifestadium, das sich durch andere, schnell aufeinanderfolgende, wesentliche Strukturveränderungen der Zelle und des Gewebes kennzeichnet. Der hypertrophisch umwandelte Kern löst sich allmählich auf. Im allgemeinen wandert der Kernnukleolus in das umgebende Plasma der Zelle aus. Gleichzeitig entstehen im Plasma noch andere Nukleolen, mehrere in jeder Zelle. Dann folgt der Austritt des Pilzkörpers in die Interzellularräume durch die äußerst kleinen, dem Auge unsichtbaren Wandporen. Man findet die größeren Plasmanukleolen mit je einem schmalen fadenförmigen Fortsatz versehen, der sich gegen die Zellwand hinausrichtet, und außerhalb der Berührungsstelle sieht man ein kleines Plasmaklümpchen, den ersten Anfang des interzellularen Myceliums.

Mit der Entdeckung des Nukleolarstadiums des Mykoplasmas hat die Mykoplasmatheorie eine kräftige, ja wie es mir scheint, eine definitiv entscheidende Stütze erhalten. Es lässt sich nicht länger mit Recht bezweifeln, dass in dem dicken Plasmainhalt, der schon vorher in gewissen Zellen beobachtet war und der mit dem Namen Mykoplasma bezeichnet wurde, etwas anderes als ein gewöhnliches Protoplasma steckt, dass darin zugleich der Stoff eines fremden Organismus eingemischt vorkommt, ein fremdes Ding, das nur den richtigen Zeitpunkt abwartet, um aus seinem Gefängnis auszubrechen und als selbständiger Organismus hervorzutreten.

Im Teile IV der oben genannten Publikationsserie, sowie auch in einer anderen gleichzeitig damit erscheinenden Arbeit, „Zur Frage der Entstehung und Verbreitung der Rostkrankheiten der Pflanzen“ (Kgl. Vet. Akad., Arkiv f. Botanik, Bd. 5, Nr. 3, Stockholm 1905), habe ich außerdem eine kritische Betrach-

tung über die alte und allgemeine Auffassung der Getreiderostfrage gegeben und habe gesucht, sämtliche gegen meine Lehre gerichtete wichtigere Einwände ins richtige Licht zu stellen.

Niemand hat die hier beschriebene cytologische Untersuchung nachgetan und die in den zitierten Schriften dargelegten Beobachtungen und Deutungen auf ihre Richtigkeit geprüft. Dies ist zu bedauern, da die Frage der Mykoplasma eine wesentliche Bedeutung hat, nicht nur für das Verständnis der Rostkrankheiten der Pflanzen und für den fortgesetzten Kampf gegen diese Krankheiten, sondern für die Pflanzenpathologie im weitesten Sinne. Es treten nämlich fast jedes Jahr neue andere Krankheitsfälle hervor, wo man in der Tat gegenüber einem eventuellen Plasmastadium eines Krankheitserregers gestellt wird.

Möchte eine eingehende Kontrolluntersuchung auf diesem Gebiete baldmöglichst zustande kommen!

Experimentalfältet (Stockholm), den 9. Juli 1910.

F. Doflein. Lehrbuch der Protozoenkunde.

Eine Darstellung der Naturgeschichte der Protozoen mit besonderer Berücksichtigung der parasitischen und pathogenen Formen. 2. Auflage der Protozoen als Parasiten und Krankheitserreger. Gustav Fischer, Jena 1909, gr. 8°, 914 S., 825 Abbild. im Text.

Das wohlbekannte und hier schon in der ersten Auflage besprochene Werk ist in einer sowohl der Absicht wie dem Umfang nach außerordentlich vermehrten Gestalt erschienen. Es ist dem Verfasser wohl zu glauben, dass er, bei dem ungeheuren Anschwellen der Literatur gerade auf dem Gebiet der parasitischen Protozoen in den letzten Jahren, während der Arbeit verzagen wollte, ob er sich nicht eine zu große und unlösbare Aufgabe gestellt habe. Es ist ihm aber tatsächlich gelungen, diese Literatur ganz zu beherrschen und alles wesentliche in übersichtlicher und leicht verständlicher Form darzustellen. So ist das Buch ein Werk geworden, das sowohl den Zoologen wie den Medizinern, die auf dem im früheren Titel genauer bezeichneten Gebiet zusammenarbeiten müssen, nicht nur ein unentbehrliches Nachschlagewerk sein wird, sondern auch noch den Spezialforschern auf den beiden Gebieten wertvolle Belehrung bieten wird.

Der erste Teil behandelt auf 310 Seiten die Naturgeschichte der Protozoen, und zwar in den Kapiteln: Allgemeine Morphologie, allgemeine Physiologie, Fortpflanzung, Biologie, System und endlich kurz die Technik der Protozoenuntersuchung; am ausführlichsten sind die drei ersten Kapitel gehalten. Der zweite spezielle Teil behandelt dann, dem Titel und Zweck des Buches entsprechend, die pathogenen Protozoen ganz besonders ausführlich; die Kapitel über die Spirochäten, die als Proflagellaten aufgefasst werden, über die Trypanosomen und die Hämosporidien scheinen dem Referenten

ganz besonders in ihrer vorsichtigen Stellungnahme und doch klaren Darstellung gelungen.

Die Abbildungen, Literaturverzeichnisse und Register sind über jedes Lob erhaben. **W. Rosenthal** (Göttingen).

Ernst Winterstein u. Georg Trier. Die Alkaloide.

Eine Monographie der natürlichen Basen. Gr. 8. VII und 340 Seiten. Berlin. Gebr. Borntraeger. 1910.

Die sehr verdienstvolle Monographie gibt eine Zusammenstellung alles dessen, was über die Alkaloide bekannt ist. Ein allgemeiner Teil behandelt die Chemie, das Vorkommen, die physiologische Bedeutung und Wirkungsweise der Alkaloide, ein Schlussteil bespricht ihre Bedeutung und ihre Entstehungsweise in den Pflanzen. Dazwischen schiebt sich ein spezieller Teil, in welchem die einzelnen Alkaloide, nach chemischen Gruppen geordnet, einzeln abgehandelt werden. Das Werk wird zur Belehrung und zum Nachschlagen gute Dienste leisten. Reichliche Literaturnachweise und ein ausführliches Register unterstützen seine Benutzung. R.

Der achte internationale Physiologenkongress

findet vom 27.—30. September d. J. zu Wien unter der Leitung des Herrn Sigmund Exner statt. Anmeldungen sind zu richten an Herrn Assistenten F. Hauser, Wien, Physiologisches Institut, IX. Währingerstr. 13.

Programm: Montag, 26. Sept. abends 8 Uhr zwanglose Zusammenkunft in der Volkshalle des Rathauses. — Dienstag, 27. Sept. 10 Uhr vorm. Eröffnungssitzung im Hause der k. k. Gesellschaft der Ärzte. Festvortrag des Herrn Charles Richet „L'humorisme ancien et l'humorisme moderne. — 2—5 Uhr Sitzungen. — 8 Uhr abends: Empfang beim Herrn Bürgermeister von Wien, Herrn Dr. J. Neumayer, im Rathause. — Mittwoch, 28. Sept. 9—12 und 3—5 Uhr Sitzungen und Demonstrationen. — Donnerstag, 29. Sept. 9—12 und 2—5 Uhr Sitzungen und Demonstrationen. 7 Uhr abends Festbankett. — Freitag, 30. Sept. 9—12 Uhr Sitzungen. 2 Uhr Schlusssitzung. Vortrag des Herrn V. Ebner, R. v. Rofenstein: Gedenkrede zum 100. Geburtstage von Th. Schwann. Abends, zwanglose Zusammenkunft in der Jagdausstellung im Prater. — Samstag, 1. Okt.: Ausflüge.

Als Ausflüge sind in Aussicht genommen: auf den Kahlenberg, nach Bosnien, Herzegowina und Dalmatien (wofür namhafte Preisermäßigungen gewährt werden). Am 1. Okt. Vorm. 10 Uhr: Enthüllung des Mendel-Denkmals in Brünn.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der kgl. bayer. Hof- u. Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Der Abonnementspreis für 24 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einsenden zu wollen.

Bd. XXX. 1. Oktober 1910. № 19.

Inhalt: **Lindman**, Ergologie. — **Harris**, Correlation in the Inflorescence of Sanguinaria. — **Börner**, Die phylogenetische Bedeutung der Protura. — v. **Tschermak**, Ueber den Einfluss der Bastardierung auf Form, Farbe und Zeichnung von Kanarieneiern. — **Landau**, Einige Worte zur karyogenetischen Zellteilung. — Korschelt u. Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Tiere. — Auerbach, Lebenstheorien. — Stöhr, Der Begriff des Lebens.

Ergologie,

ein vorgeschlagener neuer Name für Delpino's „Biologie".

Von C. A. M. **Lindman**.

Das Wort „Biologie" hat gegenwärtig in der Botanik eine zwiefache Bedeutung.

Während der letzten Jahrzehnte des vorigen Jahrhunderts hat sich diejenige Bedeutung des Wortes eingebürgert, die man noch heute vielfach mit Vorliebe in der Botanik gelten lässt: die Lehre von gewissen Lebenserscheinungen der Pflanzen. In diesem Sinne wurde das Wort zuerst von F. Delpino 1867 vorgeschlagen; in seinen Pensieri sulla biologia vegetale etc. macht er einen Unterschied zwischen der Biologie als der Lehre von den äußeren Lebensbeziehungen der Pflanze und der Physiologie als der Lehre von den Vorgängen des inneren Pflanzenlebens. (Die deutschen Ausdrücke sind hier nach Ludwig wiedergegeben.) Die anregenden Forschungen und Entdeckungen auf diesem Gebiet durch hochbegabte und fleißige Naturforscher, wie Ch. Darwin, Delpino, H. Müller, A. Kerner u. a., und das allgemeine Interesse für diesen Teil der Botanik, selbst unter den Laien, haben dazu beigetragen, eine sehr umfassende Literatur in der „Pflanzenbiologie" hervorzurufen und die Bedeu-

tung dieses Wortes fest zu begründen. Ausführliche Lehrbücher sind dieser Wissenschaft gewidmet, wie F. Ludwig's Lehrbuch der Biologie der Pflanzen (1895), J. Wiesner's Biologie der Pflanzen (2. Aufl. 1902), W. Migula's Pflanzenbiologie (1909), u. s. w. Als Zweige dieser von zahlreichen Verfassern behandelten Wissenschaft findet man in der Literatur die „Blattbiologie" (Hansgirg u. a.), die „Blütenbiologie" (Loew, Knuth u. a.), die „Verbreitungsbiologie" (Sernander) u. s. w.

Die älteste Bedeutung des Wortes Biologie, schon von alters her, ist indessen eine andere: die Lehre von der ganzen lebenden oder organischen Natur. In diesem Sinne ist das Wort in neuerer Zeit von Lamarck wieder aufgenommen worden, und dieselbe Bedeutung verteidigt Haeckel in seiner Generellen Morphologie (1866). Bei den britischen Naturforschern ist diese Bedeutung die vorherrschende (vgl. z. B. Hemsley's „Biologia centrali-americana or contributions to the knowledge of the fauna and flora" u. s. w., 1879 u. f. J.). In B. Daydon Jackson's Glossary (1905) findet man jedoch eine etwas engere Auffassung: „Biology . . . investigates vital phenomena both of plant and animal."

In diesem Sinne ist die „Biologie" nicht eine Wissenschaft in der gegenwärtigen Bedeutung, sondern fasst (im Gegensatz zur „Anorganologie" oder „Abiologie") die gesamte Zoologie und Botanik in sich; die verschiedenen botanischen Disziplinen, die Morphologie, die Physiologie, die Systematik u. s. w. sind alsdann Zweige oder Abteilungen der Biologie im weitesten Sinne.

Die schon 1881 gegründete Zeitschrift Biologisches Centralblatt hat von Anfang an der Biologie eine ziemlich weite Bedeutung beigemessen, da sie in der Einleitung zur ersten Nummer als ihren Zweck angegeben hat, die Fortschritte der „biologischen Wissenschaften" zusammenzufassen.

Seit einigen Jahren kann sich diese ursprüngliche Bedeutung der Biologie eines häufigeren Gebrauches erfreuen. Man hat z. B. „biologische" Vereine gebildet. Im Schulunterricht ist hier und da das Wort „Naturgeschichte" durch „Biologie" ersetzt worden. Am 3. internationalen botanischen Kongress in Brüssel d. J. wurde von den Berichterstattern der Kommission für phytogeographische Nomenklatur vorgeschlagen, die Biologie in ihrem älteren, weiteren Sinne, als die Gesamtkunde von den Lebewesen gelten zu lassen.

Von seiten der „Pflanzenbiologen" kann ein Einspruch gegen diese Ausdehnung des Begriffes Biologie leider nicht mit Erfolg erhoben werden, da die Auffassung der Biologie im Sinne von Delpino, Ludwig, Wiesner u. s. w. sich nicht auf die Priorität berufen kann. Indessen fahren viele „Pflanzenbiologen" fort, das Wort „Biologie" wie vorher zu gebrauchen; man liest noch immer von der „biologischen Bedeutung" eines gewissen Organs, von

„morphologischen und biologischen Schilderungen“ einer Pflanze oder eines Gebietes, von „Beiträgen zur Blütenbiologie“ u. dgl.

Mit diesem doppelsinnigen Namen kann sich die Wissenschaft nicht begnügen; er ist ein Übelstand, der nicht bestehen kann, — sonst müsste sich jeder Botaniker verpflichtet fühlen, entweder das Wort „Biologie“ gänzlich zu vermeiden oder jedesmal anzugeben, für welchen Begriff der doppelsinnige Term gebraucht wird.

Einige Verfasser haben dieserhalb das Wort „Biologie“ im engeren Sinne (oder die „Lebensgeschichte“, Kirchner, Loew, Schröter) durch „Ökologie“ ersetzen wollen. Genau decken sich jedoch diese beiden Ausdrücke nicht. Nach der allgemeinen Auffassung ist die Ökologie etwas enger beschränkt, sie kann nur einen Teil der Biologie (Delpino) berücksichtigen, oder betrachtet das Pflanzenleben unter einem engeren Gesichtspunkt. Schon die Etymologie des Wortes „Ökologie“ (Haushaltslehre) hat die Naturforscher veranlasst, in dieser Disziplin ausschließlich das Pflanzenleben in seiner Beziehung zu den Hilfsmitteln darzustellen, namentlich zu den äußeren, zur umgebenden Natur im allgemeinen[1]). So z. B. Kirchner, Loew und Schröter, von denen die Ökologie folgendermaßen bestimmt wird (Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas, I: 1, 1904, p. 2): „. . . die Schilderung der besonderen Lebenserscheinungen und Lebensgewohnheiten der Pflanzenarten, oder die Art und Weise, wie die einzelnen Arten dazu ausgerüstet sind, unter den gegebenen äußeren Verhältnissen ihre Lebensbedürfnisse zu befriedigen“ etc. In einer schwedischen Publikation (Vegetationen i Rio Grande do Sul) habe ich selbst (1900) als den Inhalt der Ökologie oder Haushaltslehre der Pflanzen „die Diät, die Lebensgewohnheiten und die Anwendung ihrer Hilfsmittel im Kampf ums Dasein“ angeführt. Neben dieser Auffassung des Wortes „Ökologie“ gibt es bekanntlich auch andere, z. B. die von Goebel (Pflanzenbiolog. Schilderungen, I, 1889) gegebene Erklärung: „Die Ökologie sucht zu zeigen, welche Beziehung jedes einzelne Strukturverhältnis zu den Lebensvorgängen der betreffenden Pflanze hat, wie Form und Funktion sich gegenseitig bedingen.“ Vor allem aber wurde das Wort Ökologie mit Vorteil von der Pflanzengeographie benutzt, um dadurch die Erscheinungen in der Vegetation eines Landes (und in der Pflanzenwelt überhaupt) zu bezeichnen, welche in der Abhängigkeit von den verschiedenen äußeren Faktoren ihren Grund haben. Man darf wohl sagen, dass demnach die Ökologie schon ziemlich allgemein als ein Zweig der Pflanzengeographie (oder als diese selbst von einer gewissen Seite gesehen)

1) Als das Wort „Ökologie“ zum erstenmal vorgeschlagen wurde, in E. Haeckel's Genereller Morphologie, I, p. 8 (1866), wurde es durch folgende Erklärung erläutert: „die Wissenschaft von der Ökonomie, von der Lebensweise, von den äußeren Lebensbeziehungen der Organismen zu einander etc.“

betrachtet wird. Der internationale botanische Kongress dieses Jahres in Brüssel hat diese allgemeine Auffassung berücksichtigt und, auf Vorschlag der Berichterstatter der Kommission für phytogeographische Nomenklatur, folgende Bedeutung der Ökologie in der Pflanzengeographie gutgeheißen: „Die ökologische Pflanzengeographie studiert die Pflanzen und ihre Assoziationen in ihren Beziehungen zu den Existenzbedingungen." („La phytogéographie écologique étudie les plantes dans leurs rélations à leur milieu".) Die klare Bedeutung dieses Begriffes und der evidente Zusammenhang zwischen der Pflanzengeographie und der „Haushaltslehre" werden wahrscheinlich die meisten Verfasser dazu veranlassen, das Wort Ökologie nicht mehr außerhalb des Bereiches der Pflanzengeographie anzuwenden.

Wir befinden uns also jetzt in der Lage, dass einerseits der Name „Biologie", der einen reichen Zweig der Botanik bezeichnet, in dieser Bedeutung bald nicht mehr existieren wird, während andererseits der Name „Ökologie", den man dafür hat einführen wollen, nicht genau denselben Begriff ausdrückt und demzufolge auf dem besten Wege ist, eine ganz spezielle Bedeutung anzunehmen.

Zu meiner eigenen Bequemlichkeit habe ich daher seit Jahren anstatt „Biologie" im Sinne Delpino's das Wort Ergologie gebraucht und erlaube mir, dasselbe hiermit zu veröffentlichen und als Namen für die Lehre von der Lebensweise, den Lebensgewohnheiten, dem Auftreten, Wirken und Treiben der Pflanze vorzuschlagen.

Die Ergologie hat also dieselbe Bedeutung wie die Biologie im engeren Sinne. „Ergon" bedeutet teils Werk, Arbeit, Tat, Handlung, teils (im Plural) Wirksamkeit, Beschäftigung, Profession, und „Ergologie" scheint somit als Ausdruck für die Erforschung und Darstellung der „Pflanzenverrichtungen" leicht verständlich zu sein; der Name „Ergologie" deutet sogar bestimmter den Gegenstand dieser Wissenschaft an, als das Wort „Biologie", das, gerade wegen seiner unbestimmteren Bedeutung, der Gesamtlehre von den Lebewesen überhaupt überlassen werden kann. „Ergologie" ist wörtlich die Lehre von den Leistungen der Pflanze; dies wird ja aber in der Darstellung eben die „Lebensgeschichte" derselben.

Der Ausdruck „Ergologie" soll selbstverständlich der Pflanze keine andere Art von Tätigkeit, Handlungstendenz oder Aktivität zuschreiben, als die Verrichtungen oder Funktionen, die sie schon als Lebewesen besitzt. In formeller Beziehung sagt „Ergologie" weder mehr noch weniger als „Ökologie"; wenn man die Pflanze einen Ökonomen, eine Haushälterin nennen kann, so darf man sie auch als nach ihrer Art „tätig", „beschäftigt", „handlungsfähig" bezeichnen. Überall, wo es Werkzeuge (organon, organa) gibt, muss man von „Werk" oder „Arbeit" (ergon, erga) reden können. Hin-

sichtlich des Inhaltes ist dagegen „Ergologie“ ein besserer Name als „Ökologie“ (im weiten Sinne) für eine Wissenschaft, die so vielerlei Lebensvorgänge, Einrichtungen, Anpassungen und sonstige Leistungen der Pflanzen erforschen und darstellen soll.

Correlation in the Inflorescence of Sanguinaria.

By J. Arthur Harris.

The subject of correlation has received considerable attention from botanists. Goebel[1]) was a pioneer in the consideration of these problems, and nearly ten years ago De Vries[2]) named correlation as one of the most important problems in future evolutionary work, and emphasized the necessity for the use of quantitative methods.

The purpose of this note is to state in non-technical terms the results of a biometric study of the inflorescence of the Blood Root, Sanguinaria Canadensis. The data for two series, of 1000 and 400 inflorescences, are presented and analyzed in detail elsewhere[3]) and here only the chief points will be touched upon.

In Sanguinaria, a monotypic genus of the Papaveraceae, the fruit is borne on a slender pedicel sent up from the root-stalk. It is one-celled with two parietal placentae upon which the ovules are arranged in two or more irregular rows.

Diagram of upper portion of inflorescence. The fruit is opened on one side, showing the two placentae with the matured seeds and the abortive ovules.

Our problem is to measure the degree of interdependence of the several parts or characters of the inflorescence. The relationships we shall record in terms of the coefficient of correlation.

1) Goebel, K. Organographie der Pflanzen, p. 177—186, 1898. Also the literature cited there.

2) De Vries, H. Die Mutationstheorie. Vol. I, p. 113, 1901.

3) Harris, J. Arthur Biometrika. Vol. VII, 1910. In press.

The coefficient of correlation of the statistician lies between 0 and plus or minus 1, a constant with the value 0 indicating that there is no relationship between the two characters of the series of individuals under consideration, while constants of the magnitude of 1 show that the interdependence is perfect, i. e. such that knowing the magnitude of one character of an associated pair we can state positively the magnitude of the other. The biologist must remember that the statisticians constant is purely descriptive and not interpretative. Generally we cannot know which character influences the other, or indeed whether both are not merely dependent upon some group of causes external to themselves. Being merely a description of the materials in hand, the correlation constant may be influenced by age differences or other heterogeneity of the material, and cannot be taken at once as the equivalent of the conception of correlation which the physiologist holds. It would seem to me, however, the most trustworthy and usable tool for analyzing out and measuring this physiological correlation.

Consider first the relationship between the length of the pedicel and the length of the fruit. For the 1906 series we find a correlation of $\cdot 335 \pm \cdot 019$, showing that there is a very substantial relationship between the two characters. This cannot be interpreted as meaning that the length of the stalk has a direct influence on the length of the fruit, or vice versa. Their interdependence may be due merely to their mutual dependence upon some other factor (age, physiological vigor, individual environment) but we have at least demonstrated the existence of the interdependence and measured its intensity on a scale directly comparable with other characters, thus allowing of further studies by comparative or experimental methods.

In like manner the correlation between length of pedicel and the fertility of the fruit may be obtained. We find:

Length of pedicel and total ovules per fruit, $\cdot 323 \pm \cdot 019$,

Length of pedicel and total seeds per fruit, $\cdot 363 \pm \cdot 019$.

The closeness of interdependence is therefore about the same as for length of peduncle and length of fruit.

The correlation for length of pedicel and number of seeds developing is slightly higher than that for length of pedicel and number of ovules formed, but the difference is only $\cdot 040 \pm \cdot 027$, hence no biological significance can be attached to it. If the degree of development of the peduncle furnishes some indication of the vigor of the individual one would rather expect to find a closer correlation between it and the number of seeds developing than between it and the number of ovules formed. In Sanguinaria as I have studied it over 75 per cent. of the ovules develop into seeds

4) Pearson, K. Proc. Roy. Soc. Lond. Vol. LIX, pp. 301—305, 1896.

and the correlation between these and a third character would necessarily be of the same general order of magnitude. I fancy it would be well worth while for some one to work out such relationships as we have here in some form in which the numbers of ovules and of seeds are not so nearly the same.

Indeed the whole field of problems presented by the relationship between somatic characters and fertility and fecundity seems worthy of intensive cultivation. At present our knowledge is very meagre. For animals Pearson[5]) has secured evidence that tall women are more fertile than short ones, and he tells me that data for other mammals will be published. In agricultural literature much has been written on the amount of straw and grain in cereals, but the methods of experiment and record leave much to be desired. In Nothoscordium and Allium it has been shown[5]) that there is a correlation of about ·500 or over for length of flowering stalk and number of flowers per umbel. In Cercis[6]) and Celastrus[7]), however, when we work within the individual there seems to be no relationship between the size of the inflorescence as measured by the number of flowers produced and the fertility of the ovaries. There must be reasons for differences such as these and it lies before the biologist to find out what they are.

Size and fertility of fruit — both number of ovules formed and number of seeds developing — are found to be correlated, the degree of the interdependence being about ·500—700. The constants for both ovules and seeds are obout ·100 higher in 1907 than in 1906, possibly due to the somewhat more mature condition of the fruits which must be taken before they are quite ripe if the countings are to be made for the placentae. The constants for length of fruit and number of seeds maturing are slightly higher than those for length of fruit and number of ovules formed, but the difference is of no practical value.

Since both length and fertility of fruit are correlated with pedicel length there would necessarily be some statistical correlation between length and fertility whether they were in any measure biologically interdependent or not. By means of a suitable formula we can remove the influence of the correlation of the two characters with pedicel length upon their own interdependence. We find that the removal of this factor disturbs only very slightly the values as given above, and conclude that the correlation must be due chiefly to other factors than pedicel length.

The correlation between the number of ovules formed and the number of seeds developing per placenta or per fruit is high, lying

5) Harris, J. Arthur. Ann. Rept. Mo. Bot. Gard. Vol. XX, pp. 105—115. 1909.
6) Harris, J. Arthur, Biometrika. In press.
7) Harris, J. Arthur. Ann. Rept. Mo. Bot. Gard. Vol. XX, pp. 116—122. 1909.

in the neighborhood of ·800. This would be the expected condition from the high percentage of seeds which develop, and is of interest chiefly in comparison with the results from other species. A constant showing the relationship between the number of ovules per fruit and the capacity of the fruit for maturing its seeds, gives discordant results for the two series of material, thus leaving it still an open question whether there is any difference in the capacity of the pods for maturing their ovules into seeds depending upon the number of ovules which they bear.

The correlations between the number of ovules formed or the number of seeds developing on the two placentae of the fruit are high. The actual constants are as follows:

Characters of the two Placentae	Correlation and Probable Error		
	1906	1907	Difference
Ovules of „First" Placenta and Ovules of „Second" Placenta . .	·9239 ± ·0031	·8868 ± ·0072	— ·0371 ± ·0078
Seeds of „First" Placenta and Seeds of „Second" Placenta	·8014 ± ·0076	·8443 ± ·0097	+ ·0429 ± ·0123
Aborted Ovules on „First" Placenta and Aborted Ovules on „Second" Placenta . .	·6793 ± ·0115	·7070 ± ·0169	+ ·0277 ± ·0204
Ovules on „First" Placenta and Seeds Developing on „Second" Placenta	·7356 ± ·0098	·7191 ± ·0163	— ·0165 ± ·0193

So large correlations between the two sides of the fruit as those for ovules per placenta indicate great symmetry, and so a high degree of perfection in the morphogenetic processes giving rise to the fruit.

The relationship for ovules is obviously quite independent of that for the other fertility characters, but the converse is not at all true. The number of seeds developing on a placenta is closely correlated with the number of ovules formed and so a correlation between the number of seeds on the two placentae would necessarily be found even though there were no physiological relationship between the two placentae. Again we may have recourse to a rather complex partial correlation formula which removes the influence of the correlation between the numbers of ovules on the two sides upon the correlation for the numbers of seeds for the two sides. Comparing the results for the correlations for seeds we find:

	1906	1907
Gross Correlation	·801	·844
Influence of correlation for ovules removed	·590	·714

It is clear, therefore, that while a certain amount of the correlation for number of seeds developing is due to the influence of the correlation for ovules, it is mainly due to physiological and ecological factors upon which the development of ovules into seeds depends.

The reader who cares for further details may consult the original paper. The purpose of the present resumé will have been amply fulfilled if it interests other workers in the biometric method of approaching some of the problems of vegetable morphology.

Cold Spring Harbor, March 19, 1910.

Die phylogenetische Bedeutung der Protura.

Von Carl Börner.

Die Auffindung des von Silvestri[1]) zuerst aus Italien beschriebenen *Acerentomon doderoi* und des bald darauf von Berlese[2]) entdeckten *Eosentomon transitorium* in einem Walde bei Frankfurt a. M. gibt mir Gelegenheit, die systematisch-phylogenetische Stellung der für *Acerentomon* und seine Verwandten begründeten Ordnung Protura hier in aller Kürze zu besprechen, da ich sie vor Jahresfrist bei Aufstellung meiner vier Hauptgruppen der Insekten aus Mangel an Untersuchungsmaterial noch nicht hatte berücksichtigen können. Inzwischen haben allerdings bereits Schepotieff[3]) und Berlese[4]) dieser Frage einige Worte gewidmet, ohne indessen zu einem befriedigenden Ergebnis gelangt zu sein.

Wie Silvestri halten auch Berlese und Schepotieff die Protura für recht altertümliche Insektenformen, indem sie besonderes Gewicht auf die Zwölfzahl und die stummelförmigen Extremitätenreste der vorderen Abdominalsegmente legen. Dass die Protura daneben auch stark spezialisierte Eigenschaften besitzen, wird nur nebenbei erwähnt, und Berlese wie Schepotieff glauben gar, dass die Protura Myriopoden und Insekten phyletisch zu verbinden geeignet seien. Aus diesem Grunde taufte Berlese die Protura Silvestri's in Myrientomata um, indem er die Möglichkeit zugab, sie könnten den Pauropoda nächstverwandt sein. Ich darf hier gleich anschließen, dass mir Silvestri dazu verwundert schrieb, er könne die Insekten nicht mehr definieren, wenn seine Protura

1) Descrizione di un nuovo genere di Insetti Apterigoti, rappresentante di un nuovo ordine. Bollett. Labor. Zool. gen. ed agraria di Portici. Vol. I. 1907. p. 296—311, 18 Textfig.

2) Nuovi Acerentomidi. Redia, vol. V, fasc. 1°, 1908, p. 16—19, Tab. I.

3) Studien über niedere Insekten. I. Protapteron indicum n. g., n. sp. Zool. Jahrb. Abt. Syst. etc. 28. Bd., 2. Heft, 1909, p. 121—135, Taf. 3—5.

4) Monografia dei Myrientomata. Redia, vol. VI, fasc. 1°, 1909, 182 p., XVII tab. und 14 Textabb.

keine solchen sein sollten! Und in der Tat ist nichts leichter, als diese in ihrem Formenreichtum immer aufs neue überraschende Arthropodenklasse zu umgrenzen, nichts mehr verfehlt, als zwischen Insekten und irgendwelchen progoneaten Tausendfüßlern lebende Bindeglieder zu erwarten!

Ich selbst habe wiederholt Gelegenheit genommen, vor einer Überschätzung der archaistischen Charaktere der Apterygoten, und insbesondere der Entotropha, zu warnen. Gerade *Campodea*, das tausendfach genannte Beispiel eines primitiven Urinsekts, ist wirklich altertümlich doch nur durch sein Paar Beinstummel am 1. Abdominalsegment. Die übrigen archaistischen Merkmale, und ihrer sind nicht viele, teilt sie mit anderen Apterygoten. *Campodea*, und mit ihr *Japyx*, ist weitgehend modifiziert in den Mundteilen und reduziert in den äußeren Genitalien und dem Telson (fehlen des mittleren Schwanzanhanges), während wir bei *Machilis* in vieler Beziehung weit ursprünglichere Merkmale bewahrt finden, die uns trotz mancher begreiflicherweise unvermeidlicher Spezialisierung gestatten, von *Machilis* als Mittelpunkt Ausschau nach den Chiliopoden wie nach den Crustaceen und den übrigen Insekten zu halten. Aber auch *Machilis* ist ein echtes Insekt, alle Brücken, die wir zwischen den fraglichen Arthropodenklassen bisher gebaut haben und wohl auch die nächstkünftigen sind spekulative, mehr oder minder gut fundierte Geistesbrücken, an denen hypothetische Ahnenformen Wacht halten. Die Protura gehören nicht zu diesen Sammeltypen, sie sind echte, einseitig modifizierte, gleichwohl hochinteressante Entotropha, die uns die Collembolen mit den Dipluren verbinden helfen. Im folgenden will ich versuchen, diese letzte Annahme näher zu begründen.

1. Zunächst muss es auffallen, dass alle seither bekannt gewordenen Proturen der Cerci entbehren. Es ist aber der Besitz der Cerci ein archaistisches Merkmal ersten Ranges, wir begegnen ihm bei Apterygoten wie bei Pterygoten und den Ahnenverwandten der Insekten, den Chilopoden und Crustaceen. Der Verlust der Cerci gesellt deshalb die Proturen und Collembolen als einzige raifenlose Vertreter der Apterygoten zusammen.

2. Die Entotrophie der Mundteile teilen die Proturen mit den Dipluren und Collembolen, den letzteren nähern sie sich aber besonders durch das Vorhandensein einer labialen Medianrinne, die bei den Proturen am Kopfhinterrande endet, bei den Collembolen in die bis zum Ventraltubus des 1. Abdominalsegmentes reichende Ventralrinne übergeht. Auch das Fehlen einer medianen Kinnplatte, wie sie bei den Dipluren, Ectotrophen und den meisten Pterygoten vorkommt, die Isolierung des gesamten Labiums durch die seitlich hinter ihm bis zur ventralen Mittellinie zusammengeschobenen Wangen-

teile der Kopfkapsel sind typisch collembolenartig. Und nebenbei sei nur erwähnt, dass wir stiletartige Formen der Mandibel und Maxilleninnenlade unter den Apterygoten wiederum nur bei gewissen Collembolen wiederfinden.

3. An den thorakalen Extremitäten konstatieren wir zwischen Proturen und Collembolen Übereinstimmung im Besitz des einklauigen Prätarsus, ein vielleicht primäres Merkmal, das sie den Chilopoden nähert, von den übrigen altertümlichen Hexapoden dagegen trennt.

4. Bedeutungsvoll scheint mir auch die Lage der Genitalöffnung am Hinterrande des vorletzten Abdominalsegmentes zu sein. Ist auch die Segmentierung des Collembolenleibes eine jedenfalls sekundär vereinfacht, so widerspricht doch nichts der Annahme, dass ihr Genitalsegment wirklich das vorletzte des Abdomens vorstellt, die Reduktion der Abdominalringe mithin in einer davor gelegenen Zone stattgefunden hat. Ist diese Annahme richtig, so kann uns die caudale Lage der Genitalöffnung bei den Proturen nicht mehr so sehr wundernehmen. Nicht zu vergessen ist auch die Tatsache, dass die Genitalöffnung wie bei den Collembolen und Dipluren bei beiden Geschlechtern im gleichen Abdominalsegment gelegen ist, während sonst die männliche dem 9., die weibliche dem 8. zugezählt zu werden pflegt.

5. Der Ventraltubus der Collembolen lässt sich ungezwungen auf das erste abdominale Extremitätenpaar der Proturen zurückführen. Der erste Abdominalanhang ist bei allen Proturen ähnlich demjenigen der Campodeiden, er besteht indes aus zwei freien Gliedern und trägt am Ende ein einstülpbares Bläschen, während vor ihm die epimerumartige Subcoxa gelagert ist. Lassen wir nun dies Anhangspaar der Proturen medianwärts zusammenrücken bei gleichzeitiger Verdrängung des Sternums, so erhalten wir den Ventraltubus der Collembolen mit seinem Schaft (den verschmolzenen Coxalgliedern), den beiden Valvulis und dem Bläschenpaar. Es ist noch zu bemerken, dass bei anderen bekannten Apterygoten keine Extremitätenreste mit terminalen Bläschen am ersten oder einem anderen Abdominalsegment vorkommen, also wieder Proturen und Collembolen beisammen stehen.

6. Ob das jederseits am Tergit des 8. Abdominalsegmentes ausmündende Hinterleibsdrüsenpaar der Proturen mit dem dorsalen Drüsenpaar der Collembolengattung *Allacma* CB. identifiziert werden darf, wage ich noch nicht zu entscheiden. Letzteres gehört allerdings scheinbar dem Furcal-, also dem 4. Abdominalsegment jener Sminthuride an. Es erscheint jedoch als möglich, dass bei einer Reduktion der prägenitalen Leibesringe der Collembolen dies ursprünglich dem 8. Segment angehörende Drüsenpaar auf das 4. Segment übergetreten ist. Dass bei den Acerentomiden nach

Berlese noch drei weitere Öffnungspaare jenes Drüsenkomplexes im 9. bis 11. Segment liegen, kann nicht gegen den angedeuteten Vergleich angeführt werden.

Damit sind die wichtigeren Charaktere erledigt, welche dafür sprechen, dass Proturen und Collembolen phyletisch relativ nahe beisammen stehen. Wieder sind es die Mundwerkzeuge, welche uns dabei besonderen Aufklärungsdienst geleistet haben, während uns die Gesamtorganisation beider Gruppen davor schützt, nun etwa die Collembolen unvermittelt von Proturen abzuleiten. Beide Gruppen sind im besonderen sehr selbständig, beide haben ebenso wie die übrigen Apterygotenordnungen gewisse Merkmale primitivster Art am reinsten bewahrt, und ein Protapterygot lässt sich nach Entdeckung der Proturen nicht gerade sehr viel naturgetreuer konstruieren, als wir es bei zweckmäßiger Kombination der übrigen Apterygoten schon vermochten.

Wir haben indessen noch nachzuholen, in welchem Verwandtschaftsverhältnis die Proturen zu den Dipluren stehen, und ob es berechtigt ist, sie nach dem Vorgange von Schepotieff mit diesen zu einer Gruppe der Prothysanura zusammenzufassen. Schalten wir die Mundwerkzeuge und die Cerci aus, Organe, über deren systematischen Wert kein Zweifel mehr besteht und die zu vernachlässigen, jeder systematisch-phyletischen Erfahrung widerspricht, so bleiben doch im Habitus und im Vorhandensein der vorderen abdominalen Anhangspaare noch Vergleichspunkte von großer Wichtigkeit übrig.

Habituell schließen sich die Proturen an die Dipluren an im Gegensatz zu den ektotrophen Apterygoten mit ihren meist erheblich verbreiterten Tergiten. Ebenso besteht eine zweifellos überraschende Ähnlichkeit zwischen beiden Ordnungen im Bau und Insertionsmodus der vorderen Abdominalanhänge. Und hier taucht plötzlich die Frage aufs neue auf, ob die Styli den Extremitäten selbst gleichwertig seien, ob und welche jener abdominalen Anhangspaare Styli oder Extremitätenstummel vorstellen. Bei *Campodea* ist zweifellos das erste Anhangspaar von den sechs folgenden wesentlich abweichend geformt, auch unterscheidet es sich durch das Fehlen der bekannten Versiculae, so dass man mit Rücksicht auf *Machilis* annehmen darf, dass das erste abdominale Anhangspaar coxaler, die folgenden Paare dagegen styloider Natur seien, während die Coxa jener Segmente dem Urosternum einverleibt worden sei, das nun seinerseits die Versiculae trägt.

Auch bei *Acrentomon* ist das erste Anhangspaar von den beiden folgenden Paaren verschieden. Aber bei *Protapteron* und *Eosentomon* ähneln sich die drei ersten Paare weitgehend, so dass wir sie für homolog halten müssen. Da sie überdies bei *Eosentomon* (vielleicht auch bei *Protapteron*) je ein terminales Bläschen tragen,

ist man versucht, sie wie das erste Paar von *Campodea* für echte Extremitätenstummel zu erklären. Vielleicht gelingt es noch einmal, bei einer andersartigen Behandlung dieser Frage sie zu klären: zurzeit besteht die Möglichkeit einer Verschiedenartigkeit der abdominalen Anhänge bei Proturen, Dipluren und Thysanuren.

Soviel ist indes gewiss, dass die Proturen selbst einer *Campodea* in dem Besitz abdominaler Anhangspaare zahlenmäßig nachstehen, dass sie diesem Charakter zufolge kein Anrecht auf das Attribut der relativ ältesten Apterygotenformen haben.

So gelangen wir endlich zu dem interessantesten Punkt, der abdominalen Segmentierung der Proturen und ihrer damit zusammenhängenden anamorphen Postembryonalentwickelung. Die jüngsten bekannten Proturen (und zwar nach Berlese die Acerentomiden, nach eigenen Beobachtungen auch die Eosentomiden) besitzen 9 Abdominalsegmente, die erwachsenen deren 12 (sofern man die weichhäutigen Afterklappen wie üblich nicht mitzählt). Zwischen dem 8. und dem späterhin 12. Segment werden im Laufe der Häutungen drei kleine Segmente eingeschoben; die Genitalöffnung liegt dann hinter dem Sternit des vorletzten (11.) Segmentes.

Kein anderes Insekt zeigt ähnliche scheinbar ursprüngliche Verhältnisse, und doch kann ich mich vorderhand nicht davon überzeugen, dass diese Segmentierung einen primären Zustand vorstellt. Denken wir uns die jugendliche Segmentzahl bis ins Reifestadium erhalten, so würde die Geschlechtsöffnung hinter das achte Leibessegment zu liegen kommen. Indem sich aber zwischen dieses und das Aftersegment neue Segmente einschieben, rückt die Geschlechtsöffnung an das Hinterende des präanalen Ringes. So wäre es möglich, die Proturen an die übrigen Insekten auch in diesem Punkte anzuschließen, wenn man es nicht vorzieht, die Anamorphose als primär gegeben vorauszusetzen und eine anfänglich variable Lage der Genitalöffnungen anzunehmen. Zieht man die unverkennbare Reduktion in Betracht, welche die hintersten Leibessegmente der Proturen in Zusammenhang mit dem Verlust der Cerci betroffen hat, so könnte sich die anamorphe Produktion neuer caudaler Segmente sehr wohl sekundär in Anpassung an das unterirdische Leben in schmalen Ritzen und Gängen herausgebildet haben. Auch in diesem Falle wären die Proturen von unschätzbarer theoretischer Bedeutung für die Erklärung der Myriopoden-Anamorphose und -Segmentierung, über deren primären Charakter in neuerer Zeit wiederholt berechtigte Zweifel geäußert worden sind.

Das System der Apterygoten erfährt trotz der gegenteiligen Ansicht Schepotieff's durch die Proturen keine

prinzipielle Neugestaltung. Es bedarf keiner neuen Begründung, dass wir in erster Linie die Mundwerkzeuge zu berücksichtigen haben, die schon Grassi[5]) vor bald 25 Jahren zu dem gleichen Zwecke verwertet hat, als er seine Ekto- und Entotropha schuf. Diese beiden von mir kürzlich[6]) neu gefestigten Gruppen bleiben bei einer richtigen Wertschätzung der Proturen unverändert bestehen. Die Proturen sind echte Entotropha, indem bei ihnen wie außer bei den übrigen Entotrophen bei keinem anderen Insekt und überhaupt keinem anderen Gliedertier die Mandibeln und Maxillen **in toto** eingestülpt worden sind. Die durch Reduktion der Fühler erhöhte Eigenartigkeit der Proturen wird durch *Protapteron* gemildert, welches noch feine fadenförmige Fühler behalten hat, ohne sich sonst irgendwie nennenswert von den anderen Proturen entfernt zu halten.

Subclassis **Apterygota** Brauer (-Lang).

1. Supersectio: ***Ectotropha*** Grassi.

Mandibeln und Maxillen normal ektotroph, nicht in das Kopfinnere eingestülpt. Hinter dem Labium eine große unpaare Kinnplatte. Maxillar- und Labialtaster groß, nicht rudimentär. Telson (obere Afterklappe) mit einem unpaaren Schwanzanhang. Prätarsus zweiklauig. Gonopoden meist gut entwickelt. Styli der hinteren Abdominalsegmente stets vorhanden, caudalwärts an Größe zunehmend, an den vorderen Leibessegmenten oft fehlend. Fühler vorhanden. ♂ Genitalöffnung dem 9., ♀ dem 8. Abdominalsegment zugehörend.

1. Ordo. Archaegnatha CB. (ut subordo).

(= Machiloidea Handl.)

Maxillulen primitiv gebaut, selbständig, oberhalb des Hypopharynx eingefügt. Maxillartaster sehr verlängert, mit dreigliedrigem Tarsusabschnitt. Mandibeln mit Pars molaris, ohne Lacinia mobilis. Rumpftergite stark gewölbt. Coxen des 2. thorakalen bis 9. abdominalen Segmentes bei ausgewachsenen Tieren mit Stylis, die vorderen abdominalen (1—7) zugleich mit ausstülpbaren Säckchen. Coxen der Abdominalsegmente vom Sternum gesondert bleibend.

Familie *Machilidae.*

5) I progenitori degli Insetti e dei Miriapodi. Atti dell' Academia Gioenia di Scienze naturali in Catania. Ser. 3, vol. XIX, 1885.

6) Neue Homologien zwischen Crustaceen und Hexapoden. Die Beißmandibel der Insekten und ihre phylogenetische Bedeutung. Archi- und Metapterygota. Zool. Anz Bd. 34, Nr. 3/4, 1909, p. 100—125.

2. Ordo. Thysanura Latr., CB.

(= Lepismoidea Handl., Zygentoma CB.)

Maxillulen wie bei den meisten Pterygota mit dem Hypopharynx verwachsen, an dessen Spitze rudimentär nachweisbar. Maxillartaster mit meist nur eingliedrigem Tarsusabschnitt. Mandibeln ohne Pars molaris, mit Lacinia mobilis. Rumpftergite wenig gewölbt. Styli höchstens in acht abdominalen Paaren (2.—9. Segment), Ventralsäckchen meist nur in wenigen Segmenten entwickelt. Coxen der Abdominalsegmente 1—7 stets mit dem Sternum zum einheitlichen Urosternum verschmolzen.

Familien *Lepismatidae* und *Nicoletiidae.*

2. Supersectio: *Entotropha* Grassi.

Mandibeln und Maxillen in toto (nicht etwa nur die Maxillarinnenladen, wie bei den Pterygota Acercaria) in das Kopfinnere eingestülpt. Labial- und Maxillartaster klein bis fehlend. Telson ohne Schwanzanhang. Gonopoden meist rudimentär. Styli der hinteren Abdominalsegmente (8—9) stets fehlend, die vorhandenen caudalwärts meist an Größe abnehmend. Genitalöffnung bei ♂ und ♀ im gleichen Abdominalsegment.

Sectio a. *Archinsecta* Häckel.

Cerci vorhanden. Hinter dem Labium eine mehr weniger breite Mentumplatte ohne Ventralrinne vorhanden. Mandibel ohne Pars molaris, meist mit Lacinia mobilis. Prätarsus mit zwei Klauen. Ventralsäckchen an den abdominalen Coxalteilen (Urosternum), nicht terminal an den Stylis. Erste Maxille mit Lobus internus, externus und Taster. Genitalöffnung bei ♂ und ♀ hinter dem 8. Abdominalsternit.

3. Ordo. Diplura CB.

(= Campodeoidea Handl., ut classis.)

Mit den Merkmalen der Sektion.

1. Subordo. Rhabdura Silvestri.

Maxillulen median bis zum Grunde getrennt. Maxillarinnenlade ohne Kammlamellen. Cerci fühlerförmig, ohne Wehrdrüsen.

Familie *Campodeadae.*

2. Subordo. Dicellura Haliday.

Maxillulen median dicht aneinander gepresst[7]). Cerci zangenförmig oder fühlerförmig mit Wehrdrüsen. Maxillarinnenlade mit Kammlamellen.

Familien *Anajapygidae* und *Japygidae.*

---

7) Meine ältere Annahme (siehe: Collembolen aus Südafrika, nebst einer Studie über die I. Maxille der Collembolen, in Schultze's Forschungsreise im westl. u.

Sectio b. ***Ellipura*** CB.

Cerci fehlen. Die Wangenteile des Kopfes sind hinter dem Labium fast bis zur gegenseitigen Berührung zusammengeschoben, nur noch für eine schmale Ventralrinne Platz lassend, die an der Innenecke der Labialcoxen beginnt. Mandibel ursprünglich mit Pars molaris, ohne Lacinia mobilis. Prätarsus mit einer Klaue. Ventralsäckchen terminal am Ende der freien abdominalen Beinrudimente. Erste Maxille wohl stets ohne Lobus externus, mit Lobus internus, mit oder ohne Taster. Genitalöffnung im präanalen Segment.

4. Ordo. Protura Silvestri.

Abdomen 9—12gliedrig, 1. bis 3. oder 4. Abdominalsegment mit Beinrudimenten, ihrer keines zum Springen geeignet. Maxillartaster 2—3gliedrig. Jugendformen oligomer.

1. Subordo. Rhammatocera CB.

Fädige Fühler vorhanden. Stigmen (am Vorderrande von Meso- und Metathorax) in der interskleritalen Haut gelegen. Prothorakale Extremitäten kaum dem Tastsinn dienend.

Familie *Protapteridae.*

2. Subordo. Myrientomata Berlese (ut Ordo).

Fühler fehlen. Stigmen (wenn vorhanden) am Seitenrande des Meso- und Metanotums. Prothorakale Extremitäten der Tastfunktion dienend.

Familien *Eosentomidae* und *Acerentomidae.*

5. Ordo. Collembola Lbk.

Abdomen höchstens 6gliedrig. 1., 3. und 4. Abdominalsegment mit Beinrudimenten, das Paar des 4. Segmentes als Springgabel differenziert, bisweilen wie dasjenige des 3. Segmentes fehlend oder rudimentär. Maxillartaster 1gliedrig oder fehlend. Fühler vorhanden. Jugendformen holomer.

1. Subordo. Arthropleona CB.

Körper mehr weniger gestreckt, nicht mit kuglig oder birnförmig aufgedunsenem Abdomen; wenigstens die zwei hinteren Thorakal- und die drei vorderen, meist alle sechs Abdominalsegmente selbständig. Meist prognath, selten hypognath.

Familien *Poduridae* und *Entomobryidae.*

2. Subordo. Symphypleona CB.

Körper mit mehr weniger kuglig oder birnförmig gestaltetem Hinterleib. Meist die Tergite der Thoraxsegmente reduziert oder

zentr. Südafrika 1903—1905, p. 63), dass die Maxillulen bei *Japyx* über dem Hypopharynx unter sich verwachsen seien, beruht nach erneuter Untersuchung auf einem Irrtum. Gleichwohl dürfen wir mit Lubbock daran festhalten, dass *Campodea* den Collembolen in der Mundbildung näher steht als *Japyx.*

überhaupt die Segmentierung bis auf das Genital- und Analsegment undeutlich. Meist typisch hypognath.

Familien *Neelidae* und *Sminthuridae*.

Über den Einfluss der Bastardierung auf Form, Farbe und Zeichnung von Kanarieneiern.

Von Dr. med. Armin v. Tschermak,
Professor der Physiologie an der Tierärztlichen Hochschule in Wien.

Im Pflanzenreiche sind Fälle von „direkter Einwirkung des Pollens" auf Form und Farbe der Frucht seit langem bekannt. Allerdings haben diese von W. O. Focke als sogen. Xenien bezeichneten Erscheinungen erst durch den Nachweis ihrer Regelmäßigkeit seitens Gregor Mendel, welcher beispielsweise an typisch grünsamigen oder runzelsamigen Erbsenrassen nach Bestäubung mit dem Pollen gelb- oder rundsamiger gelbe, runde Bastardsamen erhielt, sowie durch den Nachweis der Doppelbefruchtung seitens Nawaschin und Guignard Aufklärung und erhebliche Bedeutung erlangt sowie lebhaftes Interesse erweckt. Zugleich ergab sich, dass die ältere Kasuistik unter dem Sammelnamen „Xenien" sehr verschiedenartige Befunde von recht differenter Zuverlässigkeit zusammengefasst hatte, indem das einemal einfache Folgen der Bastardierung der Eizelle selbst vorlagen — so bei den Xenien des Speichergewebes der Leguminosen, das anderemal z. B. beim Mais Wirkungen der Bastardierung des Endosperms, das drittemal angeblich korrespondierende Abänderungen der mütterlichen Fruchthüllen, ja des Fruchtstandes überhaupt oder gar des ganzen Mutterindividuums nach der Richtung der Vaterpflanze hin. So phantastisch, ja direkt abweisbar manche Berichte über Xenien der letzteren Art klingen, so fordern doch gewisse, mehrfach wiederholte Angaben z. B. betreffs korrespondierender Qualitätsänderung an Obstarten und dergleichen zu genauer, systematischer Nachprüfung heraus. Eine solche hat auf botanischem Gebiete mein Bruder E. v. Tschermak, zugleich neben Correns und de Vries, der Wiederentdecker von Gregor Mendel's Lebenswerk (1900), in Angriff genommen. Er hat bereits eine korrespondierende Vermehrung bezw. Verminderung des Zuckergehaltes an den Bastardfrüchten von Gurke × Melone bezw. Melone × Gurke festgestellt[1]). Für das Tierreich fehlen, soweit ich sehe, verlässliche Angaben über sogen. Xenien — sagen wir besser: korrespondierende oder patrokline Abänderungen der Hüllen von Bastardfrüchten oder

1) Über künstliche Kreuzung bei *Pisum sativum*. Zeitschr. f. d. landw. Versuchswesen in Österreich. 1900; Weitere Beiträge über Verschiedenwertigkeit der Merkmale bei Kreuzung von Erbsen und Bohnen. Ebenda 1901; Über den Einfluss der Bestäubung auf die Ausbildung der Fruchthüllen. Ber. d. D. Bot. Ges. 1902, H. 2; Kreuzungsstudien am Roggen. Zeitschr. f. d. landw. Versuchswesen. 1906; Die Züchtung neuer verbesserter Gemüsearten. Wiener landw. Ztg. 1907, Nr. 40.

gar des Mutterorganismus überhaupt — fast vollständig, zumal über reguläre Erscheinungen dieser Art. Wenn ich von den höchst unwahrscheinlichen Berichten über sogen. Telegonie, d. h. korrespondierende Nachwirkung eines hybriden Befruchtungsaktes auf spätere Reinzuchtbefruchtungen, absehe, vermag ich nur die Mitteilung von W. v. Nathusius (1868 und 1879) und von drei durch denselben befragten Züchtern — eingehend diskutiert von G. Seidlitz 1869 und Kutter 1880 — anzuführen, dass bei Reinzucht weichschalige Eier legende Hennen nach Befruchtung durch einen Hahn der Cochinchinarasse, welche bei Reinzucht rötlichgelbe Eier aufweist, nunmehr gelbe, also korrespondent abgeänderte Eier legen. Wenn nun auch eine Bestätigung dieser kasuistischen Angabe und ihre Prüfung auf event. Regularität dringend zu wünschen bleibt[2]), so erscheinen doch jedenfalls die Vögel am ehesten geeignet, event. Xenien der Fruchthüllen erkennen zu lassen. Von diesem Gesichtspunkte ausgehend habe ich einen meiner Schüler, Tierarzt Max Reiner, veranlasst, an solchen Stubenvögeln, welche verhältnismäßig leicht zu züchten sind und besonders zur Bastardierung neigen, nämlich an Kanarien und an Zeisig, Hänfling, Girlitz, Stieglitz, Gimpel die Frage zu studieren, ob die Hybridisation einen Einfluss auf die Größe, Form, Färbung und Zeichnung der Eier erkennen lässt. Die Eier der genannten Wildvögel sind von jenen der Kanarien an Größe und Form mäßig verschieden. In der Grundierung, welche bei den englischen Kanarien schwach bis deutlich bläulichgrün, bei den Harzer-Kanarien gelblichweiß, bei den Wildvögeln gelblichweiß höchstens mit einem grünlichen Stich ist, auch in der unscharfen hellbraunen Fleckung oder Marmorierung vorwiegend der stumpfpoligen Eihälfte oder bloß der Umgebung des Stumpfpoles bestehen nur geringe Differenzen. Hingegen entbehren die Eier von Kanarienreinzuchten der schwarzbraunen Zeichen, welche sich regelmäßig an den Eiern der bezeichneten Wildvogelarten vorfinden und zwar in einer für jede einzelne Spezies charakteristischen Größe, Form und Anordnung. Da demgegenüber die Kanarien, bei event. Übereinstimmung in der Grundierung und bei Ähnlichkeit in der hellbraunen Fleckung einer solchen schwarzbraunen Zeichnung so gut wie völlig entbehren, zudem Wildvogelweibchen schwerer zu erlangen und in der Gefangenschaft zum Brüten zu bringen sind, benützten wir zu den Versuchen ausschließlich Weibchen von englischen und von Harzerkanarien und Männchen der Wildvogelarten, zum Reinzuchtvergleiche natürlich auch Kanarienmännchen. Die zahlreichen Paare wurden einzeln in

2) Unter Berücksichtigung der vielfachen Hybridisierung unserer Geflügelformen, von denen gewiss viele Individuen kryptomere bezw. heterozygotische Natur besitzen, d. h. reaktionsfähige Anlagen oder Faktoren unmerklich in sich tragen bezw. ungleich veranlagte Geschlechtszellen produzieren.

geräumigen Käfigen in zwei sonst leeren, unbewohnten und gut ventilierten Zimmern gehalten. Einige dauernd isoliert gehaltene Kanarienweibchen wurden auch ohne Befruchtung zum Eierlegen gebracht. Die so gewonnenen Bastardeier, Reinzuchtseier und unbefruchteten Kanarieneier wurden dann aus dem Handel oder aus Sammlungen bezogenen Eiern der benützten Wildvogelarten gegenübergestellt.

Nach genauem Messen, Beschreiben und Photographieren wurden die Eier im allgemeinen ausgeblasen — auf eine Aufzucht der Bastarde verzichteten wir zunächst —, dann zu einer Sammlung[3]) geordnet. Über die Resultate unserer Versuche orientiert die nachstehende Tabelle, der vergleichshalber eine Charakteristik des befruchteten Eies aus Kanarienreinzucht vorangestellt sei:

Durchschnittliche Größe bezw. Langachse (17,8 mm) und Querachse (13,4 mm), durchschnittliche Form, in erster Linie charakterisiert durch das Achsenverhältnis (1,333 : 1) als Vergleichsgrundlagen gewählt. Grundierung bei englischen Kanarien spurenweise schwach oder deutlich bläulichgrün, bei Harzer-Kanarien gelblichweiß; hellbraune polygonale bis rundliche Flecken, die größeren im allgemeinen auf die Stumpfpolhälfte beschränkt, nur vereinzelt bis zum Äquator reichend, die kleineren helleren Stippchen bis an den Spitzpol verstreut. Ganz selten und ganz vereinzelt schwarzbraune Pünktchen auf der Stumpfpolhälfte.

Vergleichende Charakteristik der Bastardeier und der Eier aus Wildvogelreinzucht.

Art des Wildvogels	Bastardei (Kanarie ♀ × Wildvogel ♂)	Wildvogelei (Wildvogel ♀ × Wildvogel ♂)
I. Zeisig. *(Fr. spinus.)*	Langachse kürzer, Querachse breiter, Form deutlich plumper, Grundierung schwach bläulichgrün, reich an schwachen bis mittelstarken, rundlichen bis polygonalen hellbraunen Flecken; in der Stumpfpolhälfte zugleich schwarzbraune, ganz feine Punkte event. in Reihen, Kurzstriche, Kommata — zudem reich an feinen Geißeln oder haarförmigen Kratzern.	Langachse noch kürzer, Querachse erheblich kürzer, Form mehr grazil; Grundierung gelblichweiß; reich an schwachen bis mittelstarken, rundlichen bis polygonalen hellbraunen Flecken, besonders in der Stumpfpolhälfte. Zahlreiche ganz feine schwarzbraune Punkte event. in Reihen, Kurzstriche, Kommata, dazu hie und da haarförmige Kratzer.
II. Hänfling. *(Fr. canabina.)*	Ei deutlich kleiner, Lang- und Querachse kürzer, Form etwas mehr länglich; Grundierung bläulichgrün; deutliche hellbraune	Ei erheblich kleiner, Lang- und Querachse erheblich kürzer, Form deutlich länglicher; Grundierung spurenweise grünlich; deut-

3) Dieselbe habe ich neben den danach hergestellten Diapositiven gelegentlich eines Vortrages auf dem 8. Internationalen Physiologenkongress (Wien, 27.—30. September 1910) demonstriert. Die ausführliche Publikation unserer Versuche wird Reproduktionen der Photogramme bringen.

Art des Wildvogels	Bastardei (Kanarie ♀ × Wildvogel ♂)	Wildvogelei (Wildvogel ♀ × Wildvogel ♂)
II. Hänfling. *(Fr. canabina.)*	Flecken, etwas vom Stumpfpole abgerückt; bis zum Spitzpol verstreut schwarzbraune feine Punkte (nicht so fein wie sub I), event. Doppelpunkte, Kurzstriche, Punkte und Striche event. in kurze gebogene Fädchen auslaufend, separate wellige Fädchenbögen.	lich hellbraune Flecken, etwas vom Stumpfpole abgerückt; bis zum Spitzpol verstreut schwarzbraune feine Punkte, event. Doppelpunkte, Kurzstriche, Punkte und Striche event. in kurze, gebogene Fädchen auslaufend, mitunter, jedoch vereinzelt, kurze wellige und bogenförmig gekrümmte Figuren.
III. Girlitz. *(Fr. serinus.)*	Langachse etwas länger, Querachse erheblich kürzer, Form stark länglich; Grundierung schwach grünlich; ganz schwache vom Stumpfpole abgerückte hellbraune Marmorierung und Fleckung; mittelgrobe (und zwar gröber als sub II), schwarzbraune, kreisförmige bis elliptische Punkte event. in Diplokokkenform oder Kipfelform, kurze Striche event. Strichreihen, dazu ca. $^1/_2$ cm lange wellige, spirillenähnliche Linien von geradem Zuge.	Langachse kürzer, Querachse etwas kürzer, Form mehr länglich; Grundierung gelblichweiß; verschwommene, große, vom Stumpfpol abgerückte hellbraune Marmorierung und Fleckung; mittelgrobe, schwarzbraune, meist elliptische Punkte, event. in Diplokokkenform, kurze, mittelstarke Striche und Kommata, z. T. in geradlaufende Spirillenfäden ausgezogen, dazu lange, scharfe, wellige Fadenzeichnungen von geradem Zuge.
IV. Stiglitz. *(Fr. carduelis.)*	Langachse verkürzt, Querachse kaum verkürzt, Form relativ plump; Grundierung schwach grünlich; hellbraune Fleckung hauptsächlich an der Stumpfpolhälfte und speziell um den Stumpfpol selbst; mittelgrobe, schwarzbraune Punkte und Kommata, dazu bogenförmig gekrümmte, ca. 1 cm lange mittelstarke Zeichen (erheblich dicker und plumper als beim Wildvogelei).	Langachse und Querachse etwas vergrößert, Form etwas plumper; gelblichweiße, spurenweise grünliche Grundierung; ganz schwache bis deutliche runde bis polygonale Fleckung, hauptsächlich der Stumpfpolhälfte, verstreut bis zum Spitzpol; schwarzbraune Kommata, dazu bogenförmig gekrümmte, event. verschlungene und an einen Paraph erinnernde feine Linien.
V. Gimpel. *(Pyrrhula rubicilla.)*	a) (Englische Kanarien) Ei erheblich größer, Langachse stark. Querachse mäßig vergrößert, Form mehr länglich; Grundierung schwach bis deutlich bläulichgrün. b) (Harzer Kanarien.) Ei etwas größer, Langachse etwas kürzer, Querachse etwas breiter, Stumpfpol abgeflacht, Spitzpol verschärft; lichtbraune Fleckung und feine lichtbraune Punktierung im wesentlichen auf die Stumpfpolhälfte beschränkt; recht grobe, runde bis elliptische (0,5—1 mm) schwarzbraune Punkte und recht grobe,	Ei erheblich g ößer, Lang- und Querachse erheblich größer, Form spurweise mehr länglich; Grundierung gelblichweiß; blasse, lichtbraune Fleckung auf die Stumpfpolhälfte beschränkt; recht grobe, runde bis elliptische schwarzbraune Punkte und grobe, dicke, kurze Striche oder Kommata mit einem Geißelfaden.

Art des Wildvogels	Bastardei (Kanarie ♀ × Wildvogel ♂)	Wildvogelei (Wildvogel ♀ × Wildvogel ♂)
V. Gimpel. *(Pyrrhula rubicilla.)*	dicke, kurze Striche und Kommata, z. T. in ein kurzes, geschwungenes Fädchen ausgezogen — ähnlich einem Vibrio mit einer Geißel, dazu mitunter und vereinzelt zarte, mehrfach winkelig geknickte Kratzerlinien, 0,5—1 cm lang mit einem verdickten Ende.	

Aus der vorstehenden Übersicht ergibt sich, dass betreffs Größe bezw. Länge und Breite sowie betreffs Form zwar ein Einfluss der Bastardierung merklich ist, dass derselbe jedoch nicht allgemein in der Richtung der Vaterrasse gelegen ist. Eine korrespondierende Abänderung könnte nur aus der Bastardierung mit Hänfling und mit Gimpel herausgelesen werden. Jedenfalls sind andere Faktoren mitentscheidend. Es sei nur an die allgemeine Erfahrung erinnert, dass das Wachstum von Bastarden sowohl ein vermehrtes als ein vermindertes sein kann. Bezüglich der Grundierung ist kein Einfluss zu entnehmen. Was die hellbraune Fleckung oder Marmorierung anbelangt, so sind schon die Unterschiede zwischen den Kanarieneiern und den Wildvogeleiern sowie zwischen den einzelnen Wildvogelarten nicht erheblich, doch mag man eine Andeutung von patrokliner Abänderung an den Bastardeiern herauslesen. Unverkennbar ist hingegen ein korrespondierender Einfluss bezüglich der schwarzbraunen Zeichnung, und zwar ist derselbe ein so typischer, dass man daraufhin aus dem Aussehen des Bastardeies die Vaterart mit ziemlicher Sicherheit diagnostizieren kann und den Satz aufzustellen vermag: der Vater verrät sich an der spezifischen schwarzbraunen Zeichnung des erzeugten Bastardeies. Dieselbe ist allerdings im allgemeinen nicht einfach identisch mit jener der Reinzuchteier der Vaterart, jedoch derselben erheblich und unverkennbar angenähert. Dieses positive Ergebnis in der Frage nach Xenien, speziell Xeniochromien im Tierreiche mag verwunderlich erscheinen und alsbald einen Aufklärungsversuch herausfordern. Ein Fingerzeig hiefür ergibt sich aus dem Verhalten des unbefruchteten Kanarieneies. Dasselbe zeigt nämlich — abgesehen von der Reduktion an Größe bezw. der Lang- und Querachse und von der mehr länglichen Form — ganz schwach grünliche Grundierung und nur ganz kleine, sehr lichtbraune Flecken und Pünktchen, dicht am Stumpfpole, in lockerer Verteilung bis zum Spitzpole reichend; doch kann die angedeutete lichtbraune Fleckung und Punktierung sich auf eine Eihälfte beschränken, ja geradezu fehlen. Aus diesem Verhalten erhellt, dass die Entwicklung und Verteilung des die Zeichnung bedingenden Pigments bei den Kanarien zwar nicht ausschließlich, so doch ganz wesentlich von der Befruch-

tung abhängt. Dies legt wiederum die Vorstellung nahe, dass der Samen es ist, welcher — wenigstens bei den hier behandelten Vogelarten — die Ausbildung der für die Vogelart charakteristischen hellbraunen und speziell schwarzbraunen Zeichnung bedingt. Diese chromogene Wirkung des Samens, welche in der Bestimmung der ersten Teilungsebene des Froscheies durch den Befruchtungsmeridian nach W. Roux eine gewisse Analogie besitzt, könnte man sich vorstellen als die Folge einer lokalen reaktiven Bildung oder Ablagerung von Pigment in der Eischale und zwar auf Grund einer spezifischen Reizwirkung des Samens bezw. des Samenfadens oder des befruchteten Eies auf seine Hüllen (intraovale Reaktion). Andererseits ist es aber auch möglich, dass die Samenflüssigkeit oder der Samenfaden oder das bastardierte Ei selbst die Schleimhaut des Eileiters in einen solchen abgestuften Reizzustand (extraovale Reaktion) versetzt, dass eine Abscheidung von hellbraunem und speziell von schwarzbraunem Pigment in ganz bestimmter Anordnung erfolgt etwa auf Grund von minimalen oder gröberen oder ganz groben punktförmigen Blutaustritten (bezw. von hämatogener Sekretion) oder von solchen entlang einer kürzeren oder ausgedehnteren Kapillarstrecke. Allerdings entbehrt auch eine solche Vermutung der festen Grundlage, so lange wir noch über den Ort und den Vorgang der normalen Pigmentierung der Vogeleischale unzulänglich unterrichtet sind und zwar trotz der interessanten diesbezüglichen Angaben und Untersuchungen von C. L. Gloger (1854), W. Pässler (1855), W. Wicke-Baldamus (1858), H. Landois (1865, 1884), Wiese (1867), B. Blasius (1867), W. v. Nathusius (1868, 1879), G. Seidlitz (1869), Kutter (1878), C. F. W. Kruckenberg (1883), H. Wickmann (1893).

Obzwar sonach meines Erachtens eine vollbefriedigende Erklärung des merkwürdigen Einflusses, den die Bastardierung auf die Zeichnung von Kanarieneiern erkennen ließ, gegenwärtig noch fehlt, dürfte dieses Problem doch allgemeines Interesse seitens der Natur- und Vogelfreunde verdienen. Für freundliche Mitteilung etwaiger fremder Erfahrungen auf diesem Gebiete wäre ich sehr verpflichtet.

Einige Worte zur karyokinetischen Zellteilung.

Von Privatdoz. Dr. E. Landau aus Dorpat.

(Vorläufige Mitteilung.)

Diejenigen Theorien, nach denen die bei der Karyokinese auftretenden Strahlungen — welche beiderseits vom Kern von den Zentrosomen zum letzteren gehen — als aktive, ziehende Fäden oder kontraktile Stränge aufzufassen seien, müssen gegenwärtig als

durch die Untersuchungen von Teichmann, H. E. Ziegler, A. Fischel u. a. als überwunden betrachtet werden.

Die Strahlen, die vom Zentrosom ausgehen, sind zweifacher Art: 1. die uns sichtbaren, die aus Körnchen zusammengesetzt sind, welche sich färben lassen; 2. die zwischen diesen liegenden, nicht färbbaren, aus Flüssigkeit bestehenden. Dass wir die sichtbaren Körnchenstrahlen als etwas Sekundäres und vollständig von den Bewegungen der Flüssigkeit Abhängiges zu betrachten haben, ist einleuchtend und durch ein von mir ausgeführtes kleines Experiment leicht zu erweisen. Wenn wir ein wenig Lykopodium auf ein Spindelgläschen schütten, etwas starken Spiritus darauf gießen, beides gehörig durchrühren und dann mit einer senkrecht in die Mitte des Gläschens gestellten Pipette den Spiritus vorsichtig aussaugen, so erhalten wir eine schöne große Sonne, deren Strahlen aus nebeneinander gelagerten Lykopodiumkörnchen gebildet sind. Natürlich sind die zwischen den Lykopodiumstrahlen liegenden Strahlen die primären, denn dort hat die Bewegung der Flüssigkeit stattgefunden, durch welche dann die Lykopodiumkörnchen sekundär seitwärts abgedrängt sind und so, zwischen den Flüssigkeitsbahnen liegend, passiv die strahlenförmige Anordnung erhalten haben[1]). Bei diesem Versuch erhält man aber eine Sonne nicht nur, wenn man die Flüssigkeit, wie erwähnt, aussaugt, sondern ebenso auch, wenn man durch einen Ballon (Pipette) die Luft aus diesem mit starkem plötzlichen Druck gegen die Mitte des Gemisches hinausdrängt. Die Erklärung dafür liegt auf der Hand. Durch die aus dem Ballon plötzlich nach allen Seiten der Oberfläche des Schälchens dringende Luft wird der Alkohol als der leichter bewegliche Bestandteil der Mischung schneller verdrängt, wobei die Flüssigkeit natürlich auch strahlenförmig auseinander geht und die Lykopodiumkörnchen sich zwischen der Flüssigkeit passiv ablagern.

Was nun die Strahlungen im Protoplasma der Zellen bei der Karyokinese anlangt, so ist es klar, dass wir, wie H. E. Ziegler, die Strahlen als feine Bahnen des Protoplasmas, auf welchen Strömungen stattfinden, zu betrachten haben. Es ist durchaus nicht notwendig, dass dabei nur ein Heranströmen von dotterfreiem Protoplasma stattfinde; diese Erscheinung kann ebenso bei dem Abströmen des Protoplasmas stattfinden (wie auch schon H. E. Ziegler[2]) bemerkt, ohne freilich für dieses Abströmen eine ge-

1) Bei dem eben erwähnten Experiment tritt schon in dem durchgerührten Gemenge eine interessante Erscheinung auf. Das anfangs ganz homogene Gemisch zeigt schon nach wenigen Sekunden eine Netzstruktur, die dadurch entsteht, dass die Lykopodiumkörnchen, die schwerer sind als der Spiritus, bevor sie sich zu Boden senken, sich zu kleinen Haufen vereinigen, so dass der zwischen diesen Häufchen befindliche Alkohol, von der Oberfläche aus gesehen, ein Netz zu bilden scheint.

2) H. E. Ziegler. Die ersten Entwickelungsvorgänge des Echinodermeneies u. s. w. Festschr. z. 70. Geburtstage von E. Häckel. Jena 1904.

nügende Erklärung zu geben); und dass beide Erscheinungen abwechselnd auftreten ist das Wahrscheinlichste. Käme bei der Zellteilung ein ausschließliches Aufsaugen in sich vom Zentrosom aus in Betracht, so könnte man nur eine einzige Zellenteilung erklären, da das Zentrosom, nachdem es mit den aus dem Protoplasma gesogenen Substanzen gesättigt ist, dann kein weiteres Heranströmen des dotterfreien Protoplasmas verursachen könnte. Meiner Ansicht nach sind die Zentrosomen als pulsierende Körper aufzufassen, die abwechselnd das Heranströmen und Abströmen (resp. Verdichtung und Verdünnung) des Protoplasmas bewirken. Danach wäre auch in einem Spermatozoon und ähnlichen Zellen das Zentrosom als

Fig. 1.

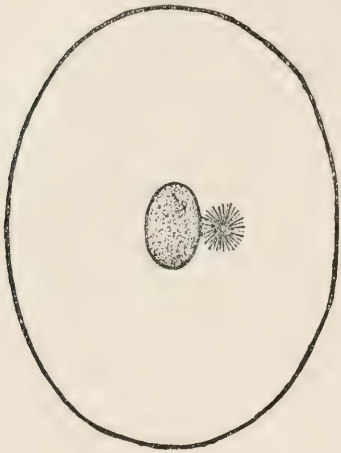


Fig. 2.

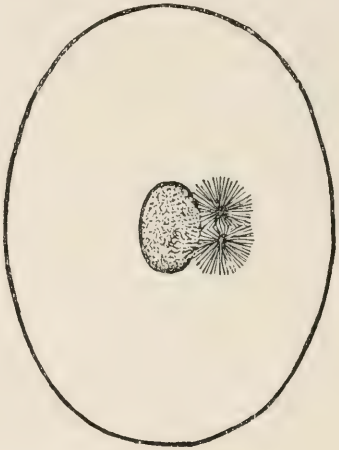


Fig. 3.

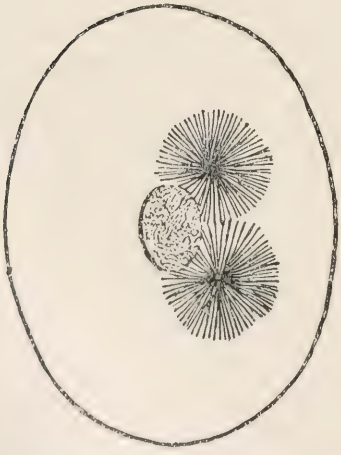
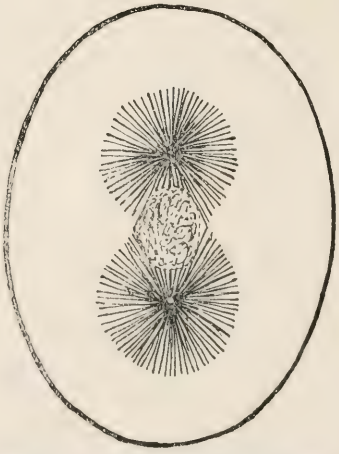


Fig. 4.



Die Figuren 1–4 haben den allmählich wachsenden Einfluss der pulsierenden Zentren auf den ruhenden Kern in schematischer Form zu veranschaulichen.

pulsierendes Zentrum und als die Bewegung der Zelle verursachender Grund zu betrachten. — So ist mir auch die von Boveri und H. E. Ziegler beobachtete Bildung kleiner Wellen an der Äquatorialebene (von Ziegler als Verdickung der Außenschicht[3]) aufgefasst) erklärlich. Durch das Pulsieren der Zentren bilden sich nämlich wellenförmige Bewegungen, die sich konzentrisch von dem pulsierenden Körper aus verbreiten; diese von beiden Zentren verlaufenden Wellen heben sich zum Teil auf, zum Teil, wo sie in gleicher Richtung fortschreiten, summieren sie sich. Bei der Zellteilung ist jedenfalls der Querschnitt der Zelle in der Äquatorialgegend die Stelle, an der diese Wirkung eintritt. In dem einen Falle würden wir also eine Teilung der Zelle von innen aus, in dem anderen eine Durchschneidung der Zelle von der Oberfläche vor uns haben; in beiden Fällen aber müssen die Bestandteile des Kerns in gleiche Hälften auseinanderfallen (sich trennen), wobei meiner Meinung nach die Vorbereitungen und für die Karyokinese notwendigen Veränderungen im Kerne mit dem Augenblicke beginnen, wo beide Zentrosome sich voneinander trennen und zu den entgegengesetzten Polen des Kerns zu ziehen beginnen.

In meiner Ansicht werde ich bestärkt durch die von V. Bjerknes angestellten experimentellen Untersuchungen der sogen. Stromfelder (V. Bjerknes, „Die Kraftfelder", Braunschweig, Vieweg u. S., 1909). Man vergleiche die dabei sich bildenden hydrodynamischen Felder zweier gleich-, resp. entgegengesetzt pulsierender Körper (p. 32, 33), und man wird sogleich das große Interesse dieser Experimente für den Zytologen einsehen. Zu meinem Bedauern habe ich bis jetzt nicht die Möglichkeit gehabt, ähnliche Versuche anzustellen. Mein Plan ist aber, zwischen beiden pulsierenden Zentren, in gleichem Abstande von ihnen, eine gefärbte Masse ins Gleichgewicht zu bringen und dann auf diese Masse durch die Pulsation beider Zentren einzuwirken, um mich davon zu überzeugen, ob eine Trennung dieser Masse und ein gleichzeitiges Hinströmen zu den pulsierenden Zentren stattfinden wird. Da die Wellen in senkrechter Richtung zum Gleicher der Masse an diese anprallen, so muss wohl eine rückläufige Wellenbewegung stattfinden! Sollte dabei nicht durch diese vorwärtsgehende und rückläufige Bewegung der Wellen allmählich die Trennung der Masse (welche in diesem Experiment dem Zellkern entsprechen würde) zustande kommen?

3) Diese „Außenschicht" hat mit der von Frl. Krassuskaja und mir (Biol. Centralbl. 1903) beschriebenen, um das Ei zu beobachtenden Gallertschicht nichts Gemeinschaftliches und teile ich wie früher in der Deutung der Gallertschicht den Standpunkt von R. Hertwig (s. auch J. Ries, „Zur Kenntnis der Befruchtung des Echinodermeneies", Centralbl. f. Physiol. Bd. XXI).

E. Korschelt u. K. Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Tiere.

Allgemeiner Teil. Vierte Lieferung. Jena. Verlag von Gustav Fischer. 1910.

Die vierte Lieferung des allgemeinen Teiles des bekannten Lehrbuches behandelt in dem über 18 Bogen starken VIII. Kapitel das wichtige Gebiet der Keimblätterbildung und zerfällt in vier Hauptteile: I. Zur Keimblätterbildung im allgemeinen. II. Die verschiedenen Typen der Gastrulation. III. Die Typen der Mesodermbildung. IV. Besondere Formen der Keimblätterbildung.

I. Im Ei ist vermutlich die Bilateralität des Keimes schon vor der Befruchtung vorhanden, während die polare Differenzierung wohl schon immer in dem unbefruchteten Ei sich findet. Diese wird vermutlich — in manchen Fällen zweifellos — immer durch die Lage der Eizelle im Ovarium bestimmt, falls die Anlage zu ihr, wie allen Zellen des Metazoenkörpers, nicht schon von vornherein auch den Keimzellen in Form einer freien und basalen Seite innewohnt. Bei der Frage nach der Homologie der Keimblätter handelt es sich darum, ob bei normaler Entwickelung auf das Blastulastadium Differenzierungsprozesse folgen, welche bei verschiedenen Formen vergleichbar sind und zur Ausbildung der gleichen Endresultate führen. Ob infolge latenter Potenzen der Keimblätter diese unter Umständen zu Leistungen befähigt sind, welche über die normale hinausgehen, das hat mit der Frage der Homologie der Keimblätter nichts zu tun: Es handelt sich nur um die prospektive Bedeutung, nicht um die prospektiven Potenzen der Keimblätter. Bei allen Metazoen — eine gewisse Ausnahmestellung nehmen nur die Spongien ein — sind die zwei primären Keimblätter — primäres Ekto- und Entoderm —, für welche die Anlage des Hautepithels und des Mitteldarmepithels typisch ist, homolog. Bezüglich der schwierigen Mesodermfrage unterscheiden die Verfasser zwei „histologisch verschiedene Formen", das Mesenchym als ein Gewebe „amöboid gestalteter Zellen" und das Mesepithel oder Mesothel, das sind epitheliale Mesodermlagen, welche zur Auskleidung „echter Cölomräume" dienen, wobei der Name „Endothel" für die Begrenzungsschicht von Spalträumen reserviert wird, die im Mesenchym entstehen. Genetisch besteht das Mesoderm aus zwei verschiedenen nicht miteinander homologisierbaren Formen: Ektomesoderm, stets mesenchymatisch und vom primären Ektoderm entstehend, und Entomesoderm, mesenchymatisch oder mesepithelial, ableitbar vom primären Entoderm. So entstehen die drei sekundären Keimblätter: Ektoderm, Mesoderm, Enteroderm. Das Mesoderm ist da, wo es zugleich als Ekto- und Entomesoderm vorkommt, keine genetische Einheit. Die Keimzellen nehmen den Keimblättern gegenüber eine Sonderstellung ein und sind also keinem der drei Blätter zuzusprechen. Nach einem interessanten Abschnitt über Einwände gegen die Keimblätterlehre und Spekulationen über die Haeckel'sche Archigastrula folgt eine übersichtliche Darstellung der verschiedenen Blastulaformen in zum Teil neuer und zweckmäßiger Einteilung. Die Verwendung des bereits anderweitig be-

nutzten Wortes Morula für eine besondere Form der Sterroblastula (bei einigen Cölenteraten) erscheint dem Verfasser unzweckmäßig.

II. Unter den in klarer Weise gruppierten verschiedenen Gastrulationsformen werden zunächst die Invaginationsgastrula (embolische Gastrula) und die Umwachsungsgastrula (epibolische Gastrula) und deren Ableitung von dem entsprechenden Furchungstypus behandelt, wobei auch die entwickelungsmechanischen Betrachtungen (besonders Rhumbler's) Berücksichtigung finden. Als Zwischenform der beiden genannten Typen fassen die Autoren den durch „polare Einwucherung" auf; diese kann eine „wenigzellige" und eine „vielzellige" sein. Es besteht jedoch keine scharfe Grenze gegen den Invaginationsmodus. In allen diesen Fällen geht die Entodermbildung stets von der vegetativen Hälfte der Blastula aus. Ihnen stellen die Verfasser den zuerst von Ray Lankester eingeführten Typus der Delamination gegenüber. Der Delaminationsvorgang ist verschieden, je nachdem er sich an eine Cöloblastula, Sterroblastula oder an superfizielle Furchung anschließt: primäre, sekundäre, synzytiale Delamination. Als besondere Form der primären Delamination erscheint die „multipolare Einwanderung", bei welcher ohne vorhergehende Zellteilung (?) von verschiedenen Stellen des Keimes einzelne Zellen in das Blastocöl gelangen und dieses ausfüllen. So entsteht eine (solide) Sterrogastrula, in welcher später die Darmhöhle auftritt. Den Abschluss des zweiten Hauptteiles bilden die Diskogastrula Haeckels — mit einer zweckmäßigen, wenn auch streng genommen nicht in den Bereich des Lehrbuches gehörigen Besprechung der Gastrulation der meroblastischen Vertebrateneier, besonders der Amphibien und Selachier — und ein Kapitel über „die Schicksale des Blastoporus".

III. Unter den Typen der Mesodermbildung kommen zunächst das Ekto- und Entomesoderm zur Behandlung, dann die von zwei Urmesodermzellen ausgehende paarige Mesodermstreifenbildung, die Mesodermstreifbildung bei Anneliden und Arthropoden (letztere nur vorläufig, s. u.), sowie die Mesodermbildung bei den Enteropneusten, bei denen die verschiedensten Typen der Cölombildung als einfache Enterocölbildung, durch solide Zellproliferation bis zur Ausbildung von Cölomsäcken durch Zusammentreten einzelner Mesenchymzellen vorkommen und die deshalb einen guten Übergang zu der Enterocölbildung bei den Echinodermen, Chaetognathen, Brachiopoden und bei *Amphioxus* bilden. Dass die Mesodermbildung durch Abspaltung vom Urdarm nicht prinzipiell verschieden ist von der „durch solide Einwucherung", lässt sich (abgesehen von Allgemeingründen, Ref.) schon aus der Tatsache entnehmen, dass letztere unter den Echinodermen bei *Ophiothrix*, unter den Brachiopoden bei *Lingula* und *Thecidium* vorkommt. Auch die Mesodermbildung der Vertebraten möchten die Verfasser „am besten auf eine solide Einwucherung" beziehen". Während die Beurteilung der Mesodermbildung bei den *Protostomia* (Grobben), bei denen die Bildung vom Urmundrand ausgeht, in mancher Hinsicht noch Schwierigkeiten bereitet, liegen die Verhältnisse bei den *Deuterostomia* (Grobben) (Enteropneusten, Echiniden, Chaetognathen, Chor-

daten) viel einfacher. Zum Schluss dieses Teiles werden die Enterocöltheorie (Cölomtheorie), welche die Abschnürung von Urdarmdivertikeln als den ursprünglichsten Modus der Mesodermbildung betrachtet, die Gonocöltheorie, die in dem Cölom einen erweiterten Genitalfollikel sieht, und die Nephrocöltheorie, nach welcher das Cölom aus einem Protonephridium abgeleitet wird, kritisch behandelt. Nimmt man an, dass das Enterocöl von Anfang an als Gono- und Nephrocöl funktionierte, so kann man wohl einen zwischen den drei Theorien vermittelnden Standpunkt gewinnen.

IV. Der vierte Abschnitt füllt die zweite Hälfte der genannten Lieferung aus (150 Seiten). Hier werden die Poriferen, die Arthropoden (91 Seiten), *Amphioxus*, *Balanoglossus* und die Ascidien besonders behandelt. Eine genauere Besprechung würde hier zu viel Raum beanspruchen. Gerade dieser Teil erscheint für denjenigen Embryologen, der sich spezieller mit der Keimblattbildung der Vertebraten befasst, besonders interessant.

Die vorliegende Lieferung des so wertvollen, eingehenden und für jeden Morphologen und experimentell arbeitenden Embryologen unentbehrlichen großen Werkes enthält innerhalb des vortrefflichen Textes nicht weniger als 217 Abbildungen, die zum weitaus größten Teil den einschlägigen Originalarbeiten entnommen sind.

O. Schultze (Würzburg).

Lebenstheorien.

Felix Auerbach, Ektropismus oder die physikalische Theorie des Lebens. 8. V und 99 Seiten. Leipzig. Wilhelm Engelmann. 1910.

An Lebenstheorien fehlt es nicht und immer werden noch neue produziert. So hat man sich daran gewöhnt, die meisten derselben als gutgemeintes, aber die Erkenntnis des Lebens nicht förderndes, sogenanntes „schätzbares Material“ zur Kenntnis zu nehmen, ohne sich in der Forschung über die Lebensvorgänge von ihnen weiter beeinflussen zu lassen. Dementsprechend war es gegenüber dem Andrang von Einzelbeiträgen diesem Blatte, das den allgemeinen Interessen der biologischen Wissenschaften dienen soll, in der Mehrzahl der Fälle nicht möglich, auf jene Versuche zur Aufstellung allgemeiner Theorien einzugehen; sie mussten unbesprochen bleiben.

Wenn wir diesmal dem oben genannten kleinen Schriftchen gegenüber anders verfahren, so geschieht das aus dem Grunde, weil es nicht von einem Biologen von Fach, sondern von einem Physiker herrührt, einem Manne, dessen Name in seiner Fachwissenschaft einen guten Klang hat. Wir Biologen sind daran gewöhnt, zu den Physikern hinaufzusehen, sie als unsere Vorbilder zu betrachten, von denen wir exakte Forschungsmethoden und Klarheit des Denkens lernen wollen. Die neueren Ergebnisse der physikalischen und chemischen Forschung haben so erstaunliche Einblicke in das physikalische Geschehen gestattet, dass wir hoffen, auch etwas Nützliches und Förderndes für die von uns mit heißem Bemühen studierten Vorgänge aus ihnen entnehmen zu können.

Ich will versuchen, der Darstellung in ihren Hauptzügen zu folgen. Diese Darstellung ist sehr lebhaft, bilderreich, vielleicht

mehr, als dem Zweck dienlich ist, und geht darauf aus, auch das Interesse eines großen Leserkreises zu fesseln. Der Verf. beginnt damit, den Stoffbegriff, eine der Grundlagen der modernen Naturwissenschaft, zu kritisieren. Er spricht dem Begriff der „Masse" die grundlegende Bedeutung ab, welche ihm von den Naturforschern beigelegt wird, da er nur eine Seite der Wirkungen, welche die Stoffe auf unsere Sinnesorgane ausüben, berücksichtigt und andere, ebenso wichtige, unbeachtet lässt. Auerbach möchte deshalb (wie es in ähnlicher Weise schon Ostwald getan hat) den Begriff „Stoff" ganz fallen lassen zugunsten des Begriffs „Energie" und das Gesetz von der Erhaltung der Energie ist für ihn das eigentliche Grundgesetz alles Geschehens.

Aber alles Geschehen, soweit wir es verfolgen können, folgt einer Tendenz des Ausgleichs aller Unterschiede und der Tendenz, die Energie zu zerstreuen. (Dies führt, worauf wir gleich zurückkommen werden, zum zweiten Hauptsatz der Wärmetheorie und zum Begriff der Entropie.) Als dritten Grundfaktor für die Regelung aller Naturvorgänge führt Auerbach ein die Tendenz, die Energie zu entwerten. Er hält diese Einführung des Wertbegriffs für gerechtfertigt und bemüht sich zu zeigen, dass er neben dem Energiebegriff Geltung besitze, wenn man die Sache von einem weiteren Gesichtskreis aus betrachte. Was er an Beispielen zur Erläuterung des Wertbegriffs anführt, deckt sich, soweit es sich um Naturprozesse handelt, vielfach mit dem, was man sonst als Potential oder als Energie der Lage zu bezeichnen pflegt[1]). Die Ausdrücke Ausgleich, Zerstreuung, Entwertung kommen nach Auerbach im wesentlichen auf dasselbe hinaus.

Die Energie im Weltall findet sich zum Teil in freiem, zum Teil in gebundenem Zustand. Nur in ersterem ist sie ohne weiteres wirkungsfähig, in letzterem nur zum Teil oder gar nicht. Die Tendenz der Weltprozesse führt nun zu einer fortwährenden Verminderung des freien Anteils der Energie. Die Umwandlung der freien Energie in die gebundene (d. h. weniger leistungsfähige) bezeichnet Auerbach (mit Clausius) als Entropie, die Umwandlung gebundener Energie in freie als Ektropie. Diesen letzteren Ausdruck führt er neu in die Wissenschaft ein[2]). Die Tendenz der Natur geht also auf fortwährende Steigerung der Entropie auf Kosten der Ektropie. Das ist aber, wie man weiß, der Inhalt des zweiten Hauptsatzes, wie ihn Clausius entwickelt hat.

Wenn nun auch dieses Gesetz für das Weltganze unabänderlich gilt, so doch nicht für einzelne Teile des Ganzen. Das Weltganze besaß zur Zeit seines, uns freilich vollkommen unbekannten

1) Ich verweise wegen der von mir gebrachten Bezeichnungen der Begriffe auf die Auseinandersetzungen in meinem Lehrbuch der allgemeinen Physiologie, 4. und 5. Kapitel. Ebenda ist auch die Bedeutung des Massenbegriffs für die Kennzeichnung der Materie und die Frage, wie weit dem Äther Masse zuzuschreiben ist, besprochen. Ich bin hierauf im Text nicht eingegangen, um den Aufsatz nicht allzulang zu machen.

2) Nach A.'s Angabe hat ihn der in philosophischen und naturwissenschaftlichen Spekulationen dilettierende Herausgeber der „Jugend" Georg Hirth zuerst gebraucht.

Anfangs ein gewisses Maximum freier Energie, welche seitdem fortwährend abgenommen hat und immer weiter in gebundene Energie übergeht. In den Teilsystemen aber kann, auf Kosten anderer Teile, die Ektropie zunehmen, was durch das Gleichnis des Aufziehens einer Uhr erläutert wird. Da der Zuwachs an Entropie im einen System den Zuwachs an Ektropie im anderen System stets numerisch übertrifft, so wird dadurch an dem Gesetz, dass die Entropie der Gesamtwelt fortwährend einem Maximum zustrebt, nichts geändert. Für das aufgezogene System aber (um bei dem Gleichnis zu bleiben) ist für eine gewisse Zeit wieder die Möglichkeit neuer und vermehrter Wirksamkeit gegeben.

Es gibt aber nach Auerbach in der Natur eine Organisation, welche jener fortwährenden Zerstreuung der Energie entgegenarbeitet, das ist das Leben. Durch dieses wird der Entwertungsprozess des Weltalls verlangsamt, eventuell bis zu einem Grade, der zu einem Gleichgewicht der entwertenden und der wertsteigernden Kräfte führt(?). Hierzu wirken die physikalischen und chemischen Eigenschaften der organischen Substanz mit, ihre Kompliziertheit des Molekularaufbaus bei der verhältnismäßigen Einfachheit in der Zahl der sie zusammensetzenden Elemente, ihre physikalischen Eigenschaften (halbdurchlässige Membranen u. dgl.), welche die ungeordneten Molekularbewegungen zum Teil in geordnete überführen.

Bis hier sind wir den Ausführungen von Auerbach, wenn auch in kürzestem Auszug, gefolgt. Wir übergehen, was er über Technologie, Geisteswissenschaften, Ethik, Politik, Soziologie und Kunst beibringt, die er alle von dem gleichen Gesichtspunkt aus, dem der Ektropie kurz beleuchtet. Wir wollen nun versuchen festzustellen, was die von ihm aufgestellte Lehre leistet, wie weit wir in ihr eine wahre oder brauchbare Theorie des Lebens erkennen können.

Alle Energie, welche von Lebewesen ausgegeben wird, kommt durch Oxydation kohlenstoffhaltigen Materials zustande. Durch sie entsteht Wärme, welche durch Abgabe an die Umgebung sich zerstreut. Da diese Abgabe von dem Überschuss der Temperatur des Lebewesens über die seiner Umgebung abhängt, so müssen die Lebewesen im allgemeinen, d. h. abgesehen von den Fällen, wo besondere Umstände stärkere Abkühlung bewirken, wie z. B. starke Wasserverdunstung, höher temperiert sein als die Umgebung und dieser Unterschied kann bei den sogenannten Warmblütern zuweilen einen beträchtlichen Grad erreichen. Ein Teil der Energieleistung tritt aber auch in Form mechanischer Arbeit auf, als innere oder äußere Bewegung, Arbeitsleistung aller Art, ein noch kleinerer Teil endlich in Form elektrischer Energie, eventuell als Licht.

Alle diese Erscheinungen fallen unter den Begriff der Entropie; der Energievorrat bleibt unverändert, aber er sinkt auf ein niedrigeres Niveau, seine Arbeitsfähigkeit wird geringer. Aber das Lebewesen (wir wollen zunächst nur Tiere ins Auge fassen, weil bei diesen die Sache deutlicher hervortritt) nimmt neuen Energievorrat auf in Gestalt von Nahrung, und so kann es, wenigstens für eine gewisse,

verhältnismäßig lange Zeit immer neue Arbeit leisten. Es erhält diese Nahrung, wie wir wissen, mittelbar oder unmittelbar aus der Pflanzenwelt, in welcher unter Mitwirkung des Chlorophylls und unter der Einwirkung des Sonnenlichts fortwährend kohlenstoffhaltige, verbrennbare Stoffe abgelagert werden unter gleichzeitiger Abspaltung von freiem Sauerstoff.

Zu dieser Arbeitsleistung wird also Energie der Sonnenstrahlen aufgewendet, und da diese Energie schließlich in Form von Wärme zerstreut wird, haben wir es im ganzen mit einer Vermehrung des Entropievorrats zu tun, wie überall im Weltgeschehen. Nur in der Pflanzenwelt ist vorübergehend ein Zuwachs an potentieller Energie eingetreten (durch Umwandlung der kinetischen Energie der Sonnenstrahlen) und dieser ermöglicht die Fortdauer des Lebens für eine Zeit, deren Dauer wir nicht bestimmen können.

Alles das sind bekannte Dinge[3]). Gegen die Bezeichnung des Vorgangs in den Pflanzen als „Ektropie" ist nichts einzuwenden. Aber haben wir damit eine Theorie des Lebens gewonnen? Wir nennen Theorie eine Annahme, welche zu dem Zweck gemacht wird, eine größere Zahl von Einzelerscheinungen und Naturgesetzen in allgemeiner Form zusammenzufassen[4]). Aus einer Theorie lassen sich auf deduktivem Wege, eventuell durch den analytischen Kalkül, Schlussfolgerungen ableiten, deren Richtigkeit an den Tatsachen geprüft werden kann. Stimmen Schlüsse und Tatsachen überein, so gewinnt die Theorie an Wert. Eine gute Theorie hilft also einerseits zum Verständnis und zur Übersicht des schon bekannten Tatsachenschatzes und führt andererseits zur Auffindung neuer noch nicht bekannter Tatsachen. Man denke an die Gravitationstheorie von Newton, an die Undulationstheorie des Lichtäthers u. a. Kann das die Ektropietheorie des Lebens leisten? Vorläufig glaube ich es nicht. Wir sehen in ihre eine kurze, und wie wir zugeben wollen, ganz zweckmäßige Bezeichnung für die dargelegten Erscheinungen, aber wir werden vergebens versuchen, aus ihr Schlüsse auf Einzelerscheinungen oder gar neue, bisher noch unbekannte Tatsachen abzuleiten, deren Richtigkeit wir an der Hand von Versuchen oder Beobachtungen prüfen könnten. Dass in der Natur kinetische Energie in potentielle umgesetzt wird und umgekehrt, ist allgemein bekannt und dass ersteres durch Aufwendung eines Teils der Sonnenstrahlenergie in der Lebewelt erfolgt, gleichfalls. Was wir wissen möchten, und was, wenn wir es erfahren könnten, uns das Wesen der Lebensvorgänge wirklich verständlicher machen würde, als es bisher ist, das wäre, wie die Beschaffenheit jenes Pflanzenprotoplasmas ist, in welchem die Umwandlung vor sich geht. Darüber sagt uns Herr Auerbach nichts. Er hat sich die Frage überhaupt gar nicht gestellt. Ihm genügt, von seinem physikalischen Standpunkt aus, die Erkenntnis, dass es sich dabei um einen Vorgang handelt, bei dem (vorübergehend) die Ektropie vermehrt wird. Aber das wussten, mit Verlaub gesagt,

3) Ich verweise u. a. auf die betreffenden Kapitel (16—20) meines Lehrbuches der allgemeinen Physiologie.

4) S. ebenda S. 35.

wir Biologen schon vorher, wenn wir es auch mit anderen Worten bezeichnet haben. Was wir aber wissen möchten, das bleibt leider auch jetzt noch unbeantwortet. Da heisst es leider, wie in einem bekannten Liede: „Frage nur immer, fragest umsonst.“ Trotz alledem bleibt die Schrift des Herrn Auerbach ein interessanter und lesenswerter Beitrag zur biologischen Literatur. Freilich hätten wir, nebenbei gesagt, sie noch mehr geschätzt, wenn sie etwas weniger mit hochtrabenden Worten, mit Bildern und Vergleichen gearbeitet hätte, und wenn sie freier geblieben wäre von jener Tendenz zur Personifikation der Natur, die nun einmal zu unserer jetzigen Naturauffassung nicht mehr passen will. **J. Rosenthal.**

Adolf Stöhr (Wien), Der Begriff des Lebens.

8. VIII u. 356 Seiten. Heidelberg 1910. Carl Winter's Universitätsbuchhandlung.

Das Buch ist als 2. Band einer „Sammlung historischer Monographien philosophischer Begriffe“ erschienen, welche den Haupttitel Synthesis trägt. Der Verf. beabsichtigt nicht eine Geschichte der Entdeckung der Tatsachen des Lebens, auch nicht der verschiedenen Hypothesen zu geben, sondern die Entwickelung des Begriffs Leben und der Merkmale dieses Begriffs auseinander zu setzen. Dementsprechend behandelt er, historisch und kritisierend, die einzelnen Unterbegriffe, in die man den Gesamtbegriff zerlegen kann. Nach einer Besprechung der antiken Lebensbegriffe werden nacheinander abgehandelt das Leben in der Bedeutung von Bewusstsein, der Begriff der Urzeugung, der Assimilation und des Wachstums, der Selbstteilung und Vererbung, des passiven Geformtwerdens und der Selbstformung, der Formbeständigkeit und Formenveränderung, der Anpassung, der Verwandtschaft, die sexual divergente Differenzierung, die Selbstbeweglichkeit, die Symbiose, das Wachstum durch Intussuszeption, der Rhythmus in der Selbstformung, die innere Zweckmäßigkeit, und schließlich die Vitalismusfragen. Ueberall werden die aufgestellten Hypothesen historisch und kritisch beleuchtet, auch eigene Hypothesen des Verf. eingeflochten, welche die an den anderen aufgedeckten Schwierigkeiten beseitigen sollen. Hervorheben möchte ich die im 7. Kapitel (Selbstformung) entwickelte Hypothese über die Rolle der als fest betrachteten Zellwand oder des Wandbelags. Er nimmt an, dass an diese sich bestimmte Biomoleküle anlagern, wodurch bestimmte Erscheinungen der ontogenetischen Entwickelung und der Regeneration einer plausiblen Lösung zugänglich gemacht werden sollen. Dem Verf. steht eine umfassende Kenntnis des Tatsachenmaterials zu Gebote, verbunden mit einer guten philosophischen Schulung, so dass er sich von allzu kühnen und vagen Vorstellungen fernhält und immer dankenswerte Anregungen bietet, auch da, wo seine Betrachtungen nicht ganz als abschließende angesehen werden können.

J. R.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Der Abonnementspreis für 24 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einsenden zu wollen.

Bd. XXX. 15. Oktober 1910. № 20.

Inhalt: **Goebel**, Ueber sexuellen Dimorphismus bei Pflanzen. — Woltereck, Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphniden (Verh. deutsche zool. Ges. 1909). — Gaidukov, Dunkelfeldbeleuchtung und Ultramikroskopie in der Biologie und in der Medizin.

Über sexuellen Dimorphismus bei Pflanzen.

(Mit 34 Abbildungen im Text.)

Von K. Goebel.

In früheren Abhandlungen[1]) habe ich die Homologie zwischen der Bildung der männlichen und der weiblichen Sexualorgane nachzuweisen versucht. Arbeiten anderer Autoren[2]) haben die dort gegebenen Ausführungen bestätigt und weiter ausgeführt.

Im Anschluss daran ist es vielleicht nicht ohne Interesse, hier ein weiteres Problem, oder vielmehr eine Gruppe von Problemen zu besprechen, über welches ich in der botanischen Literatur keine zusammenfassende Behandlung habe finden können. Es ist das des sexuellen Dimorphismus, d. h. die Tatsache, dass die sexuelle Differenz sich nicht nur erstreckt auf die Sexualorgane selbst, sondern auch auf die Teile des Organismus, welche die Sexualorgane hervorbringen, eventuell, bei diözischen Pflanzen, auf den ganzen Pflanzenstock.

1) Goebel, Vergl. Entwickelungsgeschichte der Pflanzenorgane (Schenk's Handbuch der Botanik, II (1883), p. 413, „Über Homologien in der Entwickelung männlicher und weiblicher Sexualorgane", Flora, 90. Bd. (1902), p. 279.

2) Vgl. z. B. Davis, The origin of the Archegonium (Annals of botany 1903); Schenck, Über die Phylogenie der Archegoniaten und der Characeen (Engler's Bot. Jahrb. XLII. 1908).

Dabei sei zweierlei von vornherein bemerkt: Einmal: bei Tieren ist der sexuelle Dimorphismus viel häufiger, weil Zwitter hier (wenigstens bei den höheren Gruppen) verhältnismäßig selten sind. Bei den Pflanzen dagegen ist (namentlich bei den höheren Gruppen) Zwitterbildung vorherrschend, und wo eine Trennung der Geschlechter eingetreten ist, ist sie z. B. bei den Samenpflanzen häufig eine sekundäre und nicht immer konstante. Wir werden also schon aus diesem Grunde einen weniger scharf ausgesprochenen Sexualdimorphismus erwarten dürfen[3]). Zweitens sei erwähnt, dass wir als sexuell differenziert auch die Blüten der höheren Pflanzen betrachten wollen. Streng genommen gehören sie ja der ungeschlechtlichen (diploiden) Generation an; wo aber Mikrosporen und Makrosporen ausgebildet werden, also schon in der Sporangienbildung ein Dimorphismus hervortritt, sind auch die Organe, welche die Mikro- und Makrosporangien hervorbringen, meist verschieden; es greift also die Sexualdifferenz auch auf die „ungeschlechtliche" Generation über.

Gerade an den Blüten lassen sich die hier zu erörternden Fragen am leichtesten darlegen. Männliche und weibliche Blüten (und Blütenstände) unterscheiden sich oft durch Zahl, Stellung und Ausstattung. Sind diese Verschiedenheiten verständlich als im Zusammenhang stehend mit der verschiedenen Funktion der beiderlei Blüten (oder Blütenstände)? Vielfach ist diese Frage ja leicht zu beantworten, namentlich dann, wenn die weiblichen Blüten Einrichtungen zum Schutz der heranreifenden oder zur Verbreitung der fertigen Früchte aufweisen. So ist z. B. bei *Eriocaulon nautiliforme* [4]) das hintere Perigonblatt der weiblichen Blüten nautilusförmig aufgeblasen und klebt der Frucht an, für die es einen Schwimmapparat darstellt. Ebenso ist die Verschiedenheit der männlichen und der weiblichen Blütenstände des Hopfens (*Humulus Lupulus*) teleologisch ohne weiteres ausdeutbar. Aber in nicht wenigen Fällen versagt die teleologische Auffassung; namentlich die oft geäußerte Formel, dass nutzlos gewordene Organe verkümmern. Es wird unten zu erwähnen sein, dass z. B. auch männliche Blüten von Kompositen einen „Pappus" anlegen, obwohl hier ein Flugapparat natürlich nicht von Bedeutung sein kann. Auch die Verschiedenheit in den Zahlenverhältnissen der Blütenhülle männlicher und weiblicher *Begonia*-Blüten u. a. ist nicht als Anpassungsmerkmal zu betrachten.

Ob nun solche Merkmale sich nachweisen lassen oder nicht, jedenfalls knüpft sich an den sexuellen Dimorphismus von Blüten

3) Selbstverständlich fehlen bei den festgewurzelten Pflanzen auch alle Einrichtungen zum Erreichen der (und zum Kampf um die) Weibchen, wie sie bei Tieren in so reicher Mannigfaltigkeit auftreten.

4) Vgl. Lecomte, Journal de botanique Juni 1908.

die weitere Frage: welche Veränderungen sind dem ursprünglichen zwitterigen Zustand gegenüber vor sich gegangen?

Haben sich beide Blütenformen verändert oder nur eine, und, falls ersteres der Fall ist, ging die Veränderung bei männlichen und weiblichen Blüten in gleicher oder verschiedener Richtung vor sich?

Eine dritte Kategorie von Fragen bezieht sich auf die Ursachen der Verschiedenheit. Diese ist naturgemäß am schwierigsten zu beantworten. Man wird sich bei dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse schon begnügen müssen, wenn man für die beiden ersten Fragen Anhaltspunkte findet, welche dann auch für die Versuche die dritte zu erforschen von Bedeutung sein können. Bei diözischen Pflanzen kann es sich dabei handeln um Verschiedenheiten der ganzen Pflanzen, bei monözischen um solche in der Anordnung und Ausbildung der beiden Geschlechtsformen.

I. Was die Verschiedenheit von Männchen und Weibchen bei diözischen Pflanzen anbelangt, so sei hier nur weniges angeführt, zumal eingehende eigene Untersuchungen darüber mir nicht zu Gebote stehen. Keine Differenz zwischen männlichen und weiblichen Pflanzen besteht z. B. bei den diözischen („heterothallischen") Mucorineen — man kann dem Myzel nicht ansehen, ob es „männlich" oder „weiblich" ist, zumal auch die Sexualorgane selbst ganz gleich sind. Nach Blakeslee's Vorschlag spricht man deshalb von + und — Myzelien.

In anderen Verwandtschaftskreisen lässt sich wohl im allgemeinen sagen, dass, wo Verschiedenheiten vorkommen, die weiblichen Pflanzen die kräftigeren und langlebigeren sind[5]). Indes ist hervorzuheben, dass der Vergleich natürlich nur vor der Befruchtung (also präfloral) und zwischen unter denselben äußeren Bedingungen gewachsenen Pflanzen stattfinden darf, denn nach der Befruchtung (postfloral) entwickeln sich die weiblichen Pflanzen bezw. Blütenstände weiter, während die männlichen zugrunde gehen. Als Beispiel möge *Petasites niveus* dienen (Fig. 1).

Tiefgreifende präflorale Verschiedenheiten zwischen Männchen und Weibchen sind bei Samenpflanzen nur selten anzutreffen. Darwin[6]) erwähnt einen solchen Fall. „Es ist eine gegenwärtig unerklärliche Tatsache, dass bei einigen diözischen Pflanzen, von

5) Marian North sagt, dass auf den Seychellen die männlichen Exemplare der bekannten Palme *Lodoicea Seychellarum* größer seien als die weiblichen. Derartige allgemeine Angaben lassen sich indes nicht verwenden. Es wäre z. B. möglich, dass die weiblichen Exemplare in ihrem Wachstum infolge der Fruchtbildung zurückbleiben. Man müsste also männliche und weibliche, unter denselben Ernährungsverhältnissen gewachsene Exemplare zur Zeit der ersten Blütenbildung vergleichen (M. North, recollections of a happy life II, p. 289).

6) Ch. Darwin, Die verschiedenen Blütenformen an Pflanzen der nämlichen Art (Übers. von J. V. Carus), 1877, p. 9.

denen die *Restiaceae* von Australien und dem Kap der guten Hoffnung das auffallendste Beispiel darbieten, die Verschiedenartigkeit der Geschlechter die ganze Pflanze in einer solchen Ausdehnung affiziert hat (wie ich von Mr. Thiselton Dyer höre), dass Mr. Bentham und Professor Oliver es häufig unmöglich gefunden haben, die männlichen und weiblichen Exemplare einer und derselben Spezies zusammenzubringen". Es wäre um so interessanter, über diesen Fall Näheres zu erfahren[7]), als er offenbar ein ziemlich vereinzelter ist. Denn es ist mir zweifelhaft, ob die für andere diözische Pflanzen angegebenen Verschiedenheiten wirklich allgemein zutreffende sind.

Fig. 1. *Petasites niveus.* Links männlicher, rechts weiblicher (in Fruchtbildung begriffener) Blütenstand, beide gleichstark verkleinert.

Eines der am öftesten erörterten Beispiele bietet der Hanf, *Cannabis sativa.* Bekannt ist ja, dass man im Mittelalter die männlichen Pflanzen, weil sie oft zarter und kleiner[8]) sind als die weiblichen, für letztere hielt (aus missverstandener Analogie mit tierischen Verhältnissen), daher die Bezeichnung „femeln" für das Ausjäten der männlichen Pflanzen. Diese schließen ihr Wachs-

7) Namentlich darüber, ob sich die Verschiedenheit nur auf die Blütenstände oder die ganzen Pflanzen bezieht. Ersteres erscheint zunächst wahrscheinlicher.

8) Wobei präflorales und postflorales Verhalten nicht unterschieden wurden.

tum oft früher durch Blütenbildung ab als die weiblichen und bleiben demgemäß meist kleiner, haben auch durchschnittlich schmalere und weniger reich gegliederte Blätter als die weiblichen.

Heyer[9]) findet, dass die männlichen Pflanzen schlanker sind als die weiblichen (mit längeren Internodien), dass ihre Blätter im Beginn der Blütezeit eine dunklere Farbe haben als die weiblichen, während es am Ende der Blütezeit umgekehrt sei.

Indes scheint es fraglich, ob es wirklich konstante präflorale Verschiedenheiten zwischen männlichen und weiblichen Hanfpflanzen gibt oder nur quantitative, speziell eine verschiedene Reaktionsfähigkeit den äußeren Wachstumsbedingungen gegenüber. Mir selbst liegen darüber keine eingehenden Beobachtungen vor; ich kann nur sagen, dass einzelne Pflanzen, die ich vor der Blütezeit für weibliche hielt, männlich waren (dass also gut ernährte männliche Pflanzen eine bedeutende Höhe [fast 2 m] erreichen können). Es wäre zu untersuchen, ob derartige Pflanzen vielleicht (wie dies gelegentlich vorkommt) auch weibliche Blüten hervorbringen. Einen stets deutlichen präfloralen Dimorphismus konnte ich also nicht wahrnehmen. Ich gebe aber gerne zu, dass eine genaue Prüfung vielleicht sichere Trennungsmerkmale ergeben wird. Einstweilen scheint mir das Vorhandensein von solchen auch bei diözischen Holzpflanzen noch unsicher.

Wenn z. B. Blakeslee[10]) meint, bei „*Populus pyramidalis*“ sei eine auffallende Sexualdifferenz vorhanden, da die männlichen Exemplare pyramidal, die weiblichen dagegen mit einer flacheren Krone versehen seien, so ist dies ein Irrtum; die Pyramidenpappel ist zweifellos nicht einfach die männliche, sondern eine Mutationsform von *P. nigra*, die meist nur in der männlichen Form vorhanden ist. Es kommen aber auch weibliche Pyramidenpappeln vor, und jedenfalls hat die Wuchsform nichts mit der Geschlechtsdifferenz zu tun. Auch sonst scheinen mir die Angaben über weibliche und männliche Holzpflanzen ziemlich fraglich. Ich habe bis jetzt wenigstens niemand getroffen, der mir bei einem nicht blühenden (resp. fruchtenden) *Taxus*[11]), *Juniperus*, *Cycas* das Geschlecht angeben konnte. Und wenn angegeben wird, dass bei *Ailanthus glandulosa* der männliche Baum schlanker und reichlicher verzweigt sei als der weibliche, dass er bei *Ginkgo* eine länger gestreckte Krone und weiter abstehende Zweige habe[12]), während die weib-

9) Heyer, Untersuchungen über das Verhalten der Geschlechter etc. Dissert. Halle 1884.

10) Blakeslee, Differentiation of sex in Thallus, Gametophyte und Sporophyte, Botanical gazette vol. XLII (1906).

11) *Taxus* ist bekanntlich nicht selten auch monözisch, was auch bei *Juniperus* — aber nur ausnahmsweise — vorkommt. Vgl. Renner, Über Zwitterblüten bei *Juniperus communis*. Flora, 93 (1904), p. 297.

12) Heyer a. a. O. Nach Fuji haben die männlichen Exemplare stärker

lichen Pflanzen dichter gedrungen und schattiger seien, so wird sich fragen, ob diese Angaben allgemeine Gültigkeit haben.

Bei Bryophyten und Thallophyten sind Fälle von sexuellem Dimorphismus häufiger.

Bekannt sind z. B. die „Zwergmännchen" mancher Moose. Ich möchte in dieser Beziehung auf früher Gesagtes hinweisen[13]).

Auch bei den diözischen Characeen wird angegeben[14]), dass die weiblichen Pflanzen oft größer und stärker entwickelt seien als die männlichen und bei den einjährigen länger am Leben bleiben.

Ganz besonders bezeichnend sind ja die bei manchen Oedogonien vorkommenden „Zwergmännchen" und ebenso die ungemein stark rückgebildeten männlichen Prothallien der heterosporen Pteridophyten.

Zusammenfassend lässt sich also sagen, dass äußerlich sichtbare[15]) sekundäre Geschlechtsdifferenzen bei diözischen Pflanzen vorhanden sein können, aber nicht vorhanden sein müssen. Sie sprechen sich dann vielfach darin aus, dass die männlichen Pflanzen kleiner, weniger kräftig entwickelt sind als die weiblichen (während der umgekehrte Fall, von zufälligen Erscheinungen abgesehen, nie auftritt), und das um so mehr, in einem je früheren Stadium der Entwickelung die Bildung der Sexualorgane eintritt. Dies ist aber bei den männlichen Pflanzen deshalb möglich, weil die männlichen Sexualorgane an das Vorhandensein von Baustoffen — wie wenigstens in einigen Fällen nachgewiesen ist — geringere Ansprüche stellen als die weiblichen (vgl. unten über Farnprothallien). Dasselbe Prinzip tritt vielfach auch zutage, wenn wir die Beschaffenheit nicht der ganzen Pflanze, sondern der Teile, welche die Sexualorgane hervorbringen, betrachten, namentlich auch bei monözischen Pflanzen.

II.

Aus der großen Gruppe der Thallophyten möchte ich hier zunächst die Characeen herausgreifen. Sie können als Beispiel dafür dienen, dass männliche und weibliche Organe sich durch ihre Stellung am Vegetationskörper unterscheiden in der Art, dass die weiblichen an den Stellen stehen, welche für die Zufuhr von Baustoffen die günstigsten sind.

Früher folgerte man aus der verschiedenen Stellung der Antheridien und der Oogonien der Characeen sogar eine verschiedene „morphologische Bedeutung" beider Organe. Man hielt die Anthe-

aufsteigende Zweige als die weiblichen. Zitiert bei Lotsy, Vorträge über botan. Stammesgeschichte, II, p. 779.

13) Goebel, Archegoniatenstudien X (Flora, 96. Bd, 1906, p. 55 ff.).

14) Migula, Die Characeen. Leipzig 1897, p. 51.

15) Inwieferne bei diözischen Pflanzen Verschiedenheiten im Zellkernbau auftreten, ist unbekannt.

ridien für umgebildete Blättchen, die Oogonien für umgebildete Sprosse. Zweifellos sind indes beiderlei Organe auch hier homolog[16]). In ihrer Stellung unterscheiden sie sich vor allem dadurch, dass die Oogonien stets unmittelbar aus einem Knoten entspringen (so das Oogonium O in Fig. 2 an dem Knoten des „Blattes“ b), während die Antheridien das Ende am Blättchen einzunehmen pflegen, wenn also die abgebildete *Nitella tenuissima* nicht diözisch wäre, würde ein Antheridium am Ende von b stehen können.

Nun sind die Knoten der Characeen die Stellen, an denen die Neubildungen stattfinden (Bildung von „Blättchen“, Seitenzweigen etc.), die Stellen also, wo eine Anhäufung von Baustoffen eintritt. Diese können, da die Oogonien an den Knoten stehen, auf kürzestem Weg in die Eizellen geschafft werden; tatsächlich zeichnen sich ja auch die befruchteten Eizellen der Characeen durch eine sehr starke Anhäufung an Reservestoffen aus.

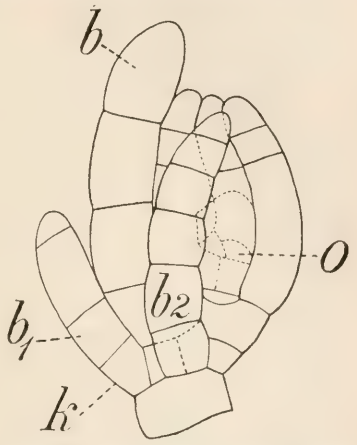


Fig. 2. *Nitella tenuissima.* Blättchen *b*, an dessen Basalknoten ein Oogonium *O* (Wendungszellen punktiert) und die Blättchen b_1 und b_2 entspringen.

Obwohl mehrere Beispiele für dasselbe Verhalten — verschiedene Stellung männlicher und weiblicher Organe — bei höheren Pflanzen im Verlaufe der Darstellung noch hervortreten werden, mag doch hier schon auf ihre weite Verbreitung hingewiesen werden[17]).

Bei *Pinus* stehen die weiblichen Blüten an Stelle der Langtriebe, die männlichen an Stelle der Kurztriebe (dass die Langtriebe die besser ernährten sind, ist unzweifelhaft).

Ähnlich ist es bei *Quercus*, wo die weiblichen Blütenstände im oberen, die männlichen im unteren Teil des Jahrestriebes entspringen, entsprechend der Tatsache, dass die vegetativen Knospen um so kräftiger sind, je näher sie der Spitze des Jahrestriebes liegen. Dementsprechend können an schwächlichen Trieben die männlichen Blütenstände auch allein auftreten. Ganz entsprechend verhält sich auch *Juglans regia*. Die weiblichen Blütenstände treten hier als Abschluss der Jahrestriebe, die männlichen seitlich am vorjährigen Trieb auf. Meehan[18]) gibt für *Juglans nigra* dreierlei

16) Goebel, Vergl. Entwickelungsgeschichte p. 418 und die dort angeführte Literatur.

17) Vgl. Goebel, Organographie, p. 654.

18) Th. Meehan, Law of sex in *Juglans nigra*. Proceed. of the academy of nat. Science, Philadelphia 1873, p. 291.

Knospen an. Die größten liefern die Sprosse, welche zur Fortsetzung des holzigen Gerüstes des Baumes dienen; andere weniger kräftige[19]) schließen mit weiblichen Blütenständen ab, noch schwächere blühen gar nicht oder männlich. Von diesen klar liegenden Fällen aus werden auch andere zu beurteilen sein, nur muss man im Auge behalten, dass es bei der Verschiedenheit in der Stellung männlicher und weiblicher Blüten (oder Blütenstände) nicht bloß auf örtliche Verschiedenheiten, sondern auf Ernährungsdifferenzen ankommt. Nicht immer ist z. B. die Spitze eines Sprosses der in der Nahrungszufuhr begünstigte Teil, wie in den soeben angeführten Beispielen, namentlich bei Sprossen von begrenztem Wachstum können Seitenknospen infolge der Erstarkung der Pflanze unter günstigeren Ernährungsbedingungen als die Endknospen stehen. Solche Fälle werden z. B. für *Funaria, Zea Mais* u. a. anzuführen sein.

Auch ist die Stellungsverschiedenheit zwischen männlichen und weiblichen Blüten nicht bei allen Pflanzen eine konstante. Wie Wittrock[20]) gezeigt hat, kommen bei *Acer platanoïdes* fünf verschiedenartige Inflorescenzen vor: 1. solche, welche nur weibliche Blüten haben, 2. solche, bei denen die zuerst entwickelten Blüten weiblich und die später entwickelten männlich sind (der häufigste Fall), 3. solche, bei denen die zuerst entwickelte Blüte (die Gipfelblüte) männlich ist, die folgenden sind teils männlich, teils weiblich, die zuletzt auftretenden meist männlich, 4. solche, bei welchen die zuerst entwickelten Blüten männlich und die später entwickelten weiblich sind, 5. solche, die nur männliche Blüten zeigen. Da im allgemeinen ein Baum nur einen und denselben Inflorescenztypus zeigt, so wäre es von Interesse zu wissen, wie weit die Verschiedenheiten hier erblich bedingt oder durch äußere Faktoren beeinflusst sind. Im übrigen dürfte aus den obigen Mitteilungen hervorgehen, dass die weiblichen Blüten in geringerer Zahl auftreten als die männlichen, eine Erscheinung, die uns auch bei anderen Pflanzen begegnet.

Moose. Die Verteilung der Sexualorgane ist hier eine sehr verschiedene, teils eine monözische — in verschiedenen Modifikationen —, teils eine diözische. Auf Einzelheiten kann hier nicht eingegangen werden. Es sei nur erwähnt, dass meiner Ansicht nach hier wahrscheinlich die Verteilung die ursprünglichste war, dass Archegonien und Antheridien zusammen an einem Spross auftraten und zwar die Archegonien nach resp. über den Antheridien. Das kommt jetzt noch bei Laub- wie bei Lebermoosen vor, teils normal, teils ausnahmsweise bei solchen, die normal eine andere Verteilung

19) Es ist nicht zu bezweifeln, dass auch der Gehalt an Baustoffen bei diesen verschiedenen Knospen ein verschiedener ist.

20) V. B. Wittrock, Über die Geschlechterverteilung bei *Acer platanoïdes* und einigen anderen *Acer*-Arten (Botan. Centralblatt III [1885]).

haben. Bei *Funaria* z. B. stehen gewöhnlich die Antheridienstände terminal am ersten Spross, die Archegonienstände am Ende von (seitlichen) Erstarkungssprossen. Gelegentlich traf ich aber auch Antheridienstände, in deren Mitte ein Archegonium zur Ausbildung kam. Normal finden wir diese Verteilung unter den Lebermosen z. B. bei *Pellia calycina* und *Radula complanata*[21]), in Fig. 3 ist ein Schema für diese Verteilungsart dargestellt.

Es ist klar, dass den Archegonien eine bessere Ernährung ermöglicht wird, wenn die vegetative Weiterentwickelung des Sprosses entweder zeitweilig oder ganz ausgeschaltet wird; dies wird um so leichter möglich sein, je näher an der Sprossspitze die Archegonien stehen. Dasselbe Prinzip ist es, wenn die Archegonien am (kräftiger ausgebildeten) Hauptspross, die Antheridien an kurzlebigen Seitensprossen stehen, wie dies z. B. bei *Targionia* der Fall ist.

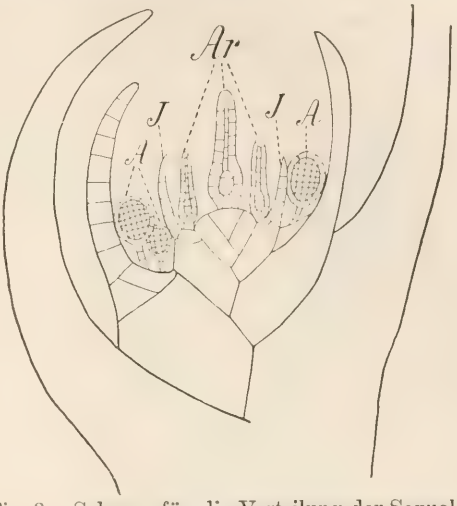


Fig. 3. Schema für die Verteilung der Sexualorgane bei einem monözischen foliosen Lebermoose. Das Stämmchen ist im Längsschnitt gedacht. *A* Antheridium, *Ar* Archegonium, *J* die zunächst in der Entwickelung stark gehemmten, miteinander seitlich verwachsenen Blätter, welche später das Perianth bilden. Scheitelzelle und Segmente sind angedeutet.

Wir nehmen also an, dass beiderlei Sexualorgane ursprünglich die gleiche Stellung hatten, nur eine verschiedene zeitliche Reihenfolge, und dass die getrennte Verteilung ebenso wie in den Blüten der Phanerogamen durch Ausfall des einen Geschlechtes zustande kam[22]). Die Moose verhalten sich dann ebenso wie die Prothallien der isosporen Farne, und die immer zahlreicher werdenden Fälle, in denen z. B. bei normal getrenntgeschlechtigen Lebermoosen eine zwitterige Verteilung der Sexualorgane auftritt, erscheinen historisch betrachtet als Rückschläge. Eingehender kann diese Hypothese hier nicht begründet werden, da unsere eigentliche Aufgabe vielmehr die ist,

21) Dass ein Archegonium hier aus der Sprossspitze selbst hervorgeht, ist ein für unsere jetzige Betrachtung nicht sehr wichtiger Spezialfall.

22) Dass bei den Laubmoosen in den männlichen Blüten der Sprossscheitel zur Antheridienentwickelung verwendet wird, wird dann also ebenso eine nachträglich entstandene Eigentümlichkeit sein wie die Tatsache, dass bei den akrogynen Lebermoosen ein Archegonium aus der Sprossspitze entspringt.

die Verschiedenheiten in der Ausbildung der Träger der männlichen und der weiblichen Sexualorgane zu besprechen.

Diese seien an einigen Beispielen hier erörtert.

1. Thallose Lebermoose.

Die Übereinstimmung von männlichen und weiblichen Sprossen (wenn wir zur Abkürzung diesen Ausdruck gebrauchen wollen) tritt meist ohne weiteres hervor. Doch finden sich auch in einigen Fällen Verschiedenheiten.

Ein, wie mir scheint, besonders lehrreiches Beispiel habe ich kürzlich erörtert[23]). Es betrifft die Gattung *Metzgeria*, eine thallose Form, bei welcher die männlichen und die weiblichen Sprosse als kurze Seitenzweige auf der Unterseite des Thallus entspringen. Sie haben eine verschiedene Gestalt und einen verschiedenen Bau. Die männlichen sind blasenförmig eingerollt, sie tragen auf ihrer Oberseite die Antheridien. Die weiblichen sind meist nur eingefaltet; an derselben Stelle, an der die männlichen Sprosse Antheridien tragen, bringen sie Archegonien hervor. Aber während die männlichen Sprosse eine dünne Mittelrippe und einen verhältnismäßig großen flügelförmigen Teil des Thallus haben, zeigen die weiblichen eine dicke Rippe und einen weniger entwickelten Flügel, was offenbar auch die verschiedene Gestalt beider Sprosse bedingt. Die starke Entwickelung des Gewebes unterhalb der Archegonien ermöglicht die Aufspeicherung von Reservestoffen für die Embryoentwickelung. Offenbar sind also auch hier die Archegonien an den besser ernährten Sprossen angelegt. Die männlichen stellen ephemere, nach der Entleerung der Antheridien zugrunde gehende Gebilde dar.

Fig. 4. *Symphyogyne leptothele.* Endstück einer männlichen Pflanze. Nahe der Mittelrippe entspringen 2—4 Reihen von Schuppen, unter welchen je ein Antheridium sich befindet (etwa 10fach vergr.)

Dasselbe Prinzip kann auch ähnlich wie bei den erwähnten Characeen eine andere räumliche Anordnung von Antheridien und Archegonien bedingen. Die merkwürdige Gattung *Riella* z. B. besitzt einen Thallus bestehend aus einer mehrschichtigen, als Lei-

23) Goebel, Archegoniatenstudien XIII. Flora, 101 (1910), p. 66.

tungs- und Speichergewebe dienende Rippe („Stämmchen“) und einem (vertikal stehenden) Flügel, welcher einschichtig ist. An ihm entstehen die Antheridien, die Archegonien dagegen an den Stämmchen — was sich in ganz ähnlicher Weise auch bei den Prothallien vieler Farne wiederholt.

Eine andere Art sexueller Verschiedenheit findet sich bei den Gattungen *Blyttia*, *Symphyogyne* u. a.

Symphyogyne leptothele (im Orgelgebirge Brasiliens 1910 gesammelt) zeigt eine diözische Verteilung. Fig. 4 zeigt das Ende einer männlichen, Fig. 5 einer weiblichen Pflanze. An den männlichen Pflanzen sehen wir die Antheridien (bedeckt von schuppenförmigen Thalluswucherungen) längs der Mittelrippe in großer Zahl auftreten. Bei den weiblichen (Fig. 5) sitzen die Archegonien in Gruppen, welche von einer einzigen Schuppe bedeckt sind; sie stehen hier auf einer Vorwölbung, die embryonalen Charakter behaltend nach der Befruchtung die sogen. Calyptra bildet (indem sich der Embryo in das weiter wachsende Gewebe einbohrt). Ich habe früher die Ansicht ausgesprochen[24]), dass die Verschiedenheit in der Anordnung von Antheridien und Archegonien dazu in Beziehung stehe, dass es bei den Antheridien auf die der Altersfolge nach vor sich gehende Entleerung der Spermatozoiden nach außen ankommt, während von den zahlreichen Archegonien nur eines einen Embryo entwickelt. Wenn also eine größere Anzahl von Archegonien verschiedener Entwickelung sich beisammen befinden, wird die Wahrscheinlichkeit der Befruchtung durch die Spermatozoiden, welche in den

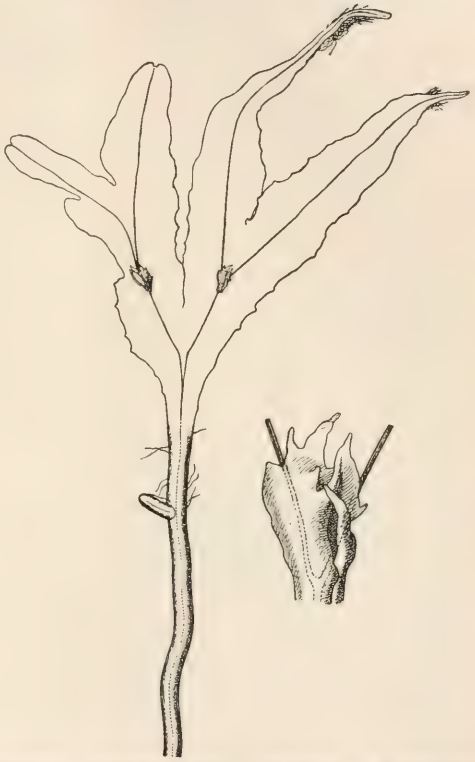


Fig. 5. *Symphyogyne leptothele.* Weibliche Pflanze (etwas über 3mal vergr.). Auf der Mittelrippe über der Gabelung der Nerven eine Schuppe, unter welcher die Archegoniengruppe sich befindet, rechts eine Schuppe vergrößert.

24) Goebel, Organographie der Pflanzen, p. 307.

kapillar in den Hohlraum unter der Schuppe einsogenen Wassertropfen sich befinden, erhöht.

Dagegen ist mir eine weitere a. a. O. versuchte Deutung zweifelhaft geworden, nämlich die Annahme, dass die Anordnung der Antheridien das primitivere Verhalten darstelle, und die Archegonien eigentlich ihnen gegenüber zusammengerückt seien, eine Annahme, die man auch damit stützen könnte, dass die Schuppe des Archegonienstandes sich öfters als ein zusammengesetztes Gebilde erweise (vgl. Fig. 5 rechts). Wenn man aber damit die Archegonienstände der *Monoclea* und mancher Marchantiaceen vergleicht, bei denen die die Archegoniengruppe deckende Wucherung sicher eine einheitliche ist, so wird es wahrscheinlicher dies auch für *Symphyogyne* anzunehmen und den Antheridienstand, welcher bei *Monoclea* noch ein scharf begrenzter ist, als einen auseinandergezogenen zu betrachten, in welchem die Antheridien statt in Gruppen versenkt zu sein, durch einseitige Thalluswucherungen (Schuppen) geschützt sind.

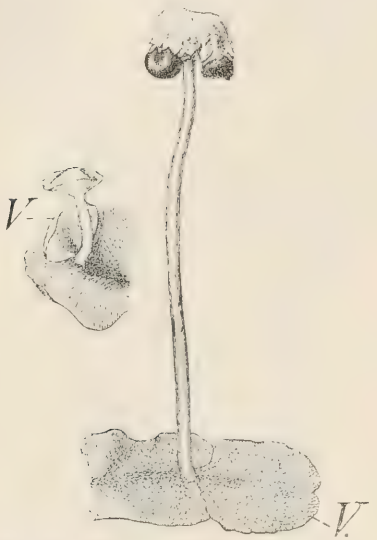


Fig. 6. *Preissia commutata*. Links Stück einer männlichen Pflanze mit Antheridienstand, rechts eine weibliche, am weiblichen Träger sind zwei Sporogonien sichtbar. V Ventralspross.

Besonders oft erörtert sind die männlichen und weiblichen Sprosse bei den Marchantiaceen. Sie sind dadurch von Interesse, dass sie auffallend verschieden gestaltet sind, schon dadurch, dass scheinbar die Antheridien auf der Oberseite, die Archegonien auf der Unterseite stehen. Die entwickelungsgeschichtliche Untersuchung[25]) hat aber schon längst ergeben, dass in Wirklichkeit auch die Archegonien auf der Oberseite entstehen und auf die Unterseite erst im Verlaufe der Entwickelung verschoben werden, eine Stellung, welche sie nicht nur in eine besonders geschützte, sondern auch in eine für die Befruchtung günstige Lage bringt.

Vor kurzem[26]) habe ich versucht darzulegen, dass die männlichen Sprosse der Marchantiaceen, wenn wir den Zusammenhang der einzelnen Formen dieser Gruppe betrachten, plastischer sind als die weiblichen. Diese erfahren schließlich ganz ähnliche Rück-

25) Vgl. Goebel, Über die Verzweigung dorsiventraler Sprosse (Arb. a. d. bot. Institut Würzburg II, 1880, p. 371 und Leitgeb, Unters. über die Lebermoose, Heft VI).

26) Flora, 101 (1910), p. 85 ff.

bildungen wie die männlichen. Darauf kann hier nicht näher eingegangen werden, es sei nur auf Fig. 6 hingewiesen, welche einen männlichen und einen weiblichen „Träger" von *Preissia commutata* zeigt. Man sieht, dass der männliche kleiner ist als der weibliche und dass sein scheibenförmiger Teil (der oben die Antheridien trägt) keine Gliederung mehr zeigt, während diese bei den weiblichen Ständen (namentlich in den jüngeren Stadien) noch deutlich hervortritt. Auch bei den Jungermanniaceen kommen ähnliche Verhältnisse vor. Bei *Hymenophytum* (*Umbraculum*) *flabellatum* sind die männlichen Sprosse zu kleinen, dem Thallus aufsitzenden Scheiben reduziert, die weiblichen viel weniger[27]).

Wir können also, wenn wir damit das oben gesagte vergleichen, sagen, dass bei den thallosen Lebermoosen allgemein die Träger der männlichen Sexualorgane stärkere Um- und Rückbildungen aufweisen als die der weiblichen.

Foliose Lebermoose und Laubmoose.

Auch bei ihnen sind die Antheridienstände plastischer als die Archegonienstände, das zeigt sich darin, dass

1. bei den foliosen (akrogynen) Lebermoosen die Antheridienstände (entsprechend der Gestaltung des Vegetationskörpers) wohl nur dorsiventral sind, während bei den Archegonienständen radiäre Ausbildung sehr häufig ist,
2. dass sie leicht vegetativ auswachsen (was bei den Archegonienständen aus dem p. 665 erwähnten Grunde nicht möglich ist),
3. dass die ganzen männlichen Pflanzen oft einer stärkeren Reduktion unterliegen als die weiblichen. Es ist dies aber keineswegs immer der Fall, bei *Monoclea* z. B. sind männliche und weibliche Pflanzen oft anscheinend ganz gleich. Die antheridientragenden Zweige der Laubmoose zeigen nicht selten (so bei *Mnium*, *Polytrichum*) ein vollständiges Fehlen der Blattbildung, was bei den archegonientragenden Zweigen nicht vorkommt, ja bei *Sphagnum* ist (nach Leitgeb's Auffassung) der ganze antheridientragende Seitenspross auf ein Antheridium reduziert.

Dies Verhalten stimmt also mit dem für die Antheridienstände der Manchantiaceen oben angenommenen überein, und ebenso mit dem für die männlichen Pflanzen mancher Laubmoose oben erwähnten. Als Erläuterung dafür sei auf die Abbildung von *Ephemerum* (Fig. 7) verwiesen. Ebenso stimmt damit überein das Verhalten der männlichen Pflanzen mancher diözischen Laubmoose (vgl. S. 662). Ein noch auffallenderes Beispiel dafür bietet die Laubmoosgattung *Buxbaumia*, bei welcher es in den männlichen Pflanzen (welche nur ein Antheridium besitzen) gar nicht mehr zur Ausbildung eines Stämm-

27) Vgl. Goebel, Archegoniatenstudien X. Flora, 96 (1906), p. 175.

chens kommt und nur ein rudimentäres Blatt als Hülle des Antheridiums vorhanden ist, während die weiblichen Pflanzen ein Stämmchen mit mehreren Blättern (und bei *B. aphylla* auch mehrere Archegonien) besitzen. Es treten also überall gemeinsame Züge hervor, die kausal offenbar bedingt sind dadurch, „dass die Entstehung männlicher Geschlechtsorgane erfolgt unter Bedingungen, welche zur Bildung der weiblichen nicht hinreichen“[28]), biologisch

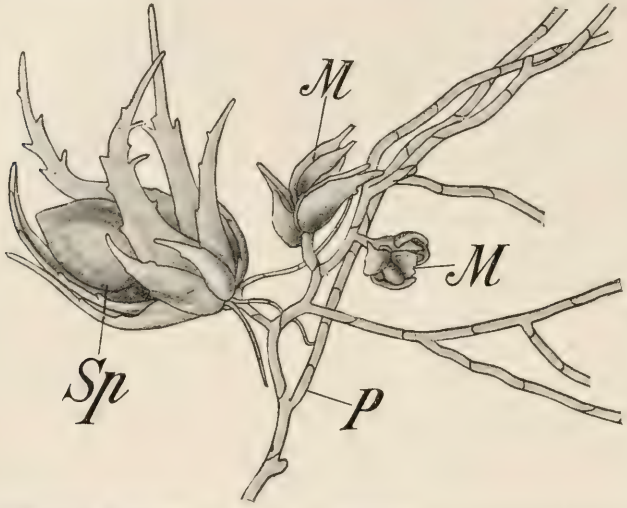


Fig. 7. *Ephemerum serratum.* An dem fadenförmigen Protonema haben sich zwei männliche Pflanzen (*M, M*) und eine weibliche gebildet. Letztere (welche ein Sporogon, *Sp*) entwickelt hat, besitzt viel größere Blätter als die männlichen Pflänzchen und hat aus ihrer Basis Rhizoiden getrieben, was bei den männlichen Pflanzen nicht der Fall ist. (Vergr. etwas über 40fach.)

dadurch, „dass die weiblichen Pflanzen, welche später den Embryo auszubilden haben, besser ausgerüstet sein müssen, als die männlichen“[29]). Letzteres ist ebenso wie die Tatsache, dass die weiblichen Sprossteile bei beblätterten Moosen in der Nähe der Archegonien vielfach besonders große Blätter hervorbringen, eine Folge der reichlichen Nährstoffzufuhr zu den Bildungsstätten der weiblichen Organe.

Pteridophyten. A. Geschlechtsgeneration.

Unter den isosporen Pteridophyten sind die Verhältnisse der Geschlechtsverteilung am bekanntesten bei den Farnen. Der gewöhnlichste Fall ist hier der, dass am Prothallium zunächst die Antheridien, und erst dann, wenn die Assimilate in größerer Menge angehäuft sind, die Archegonien auftreten. Der instruktivste Fall

28) Goebel, Organographie der Pflanzen, p. 371.
29) Ebendaselbst.

ist vielleicht der abgebildete: bei *Trichomanes* (Fig. 8) treten die Antheridien an Zellfäden auf, die Archegonien erst dann, wenn sich ein Zellkörper (das Archegoniophor) gebildet hat (was nur unter günstigen Ernährungsverhältnissen möglich ist). Dem entspricht die bekannte Tatsache, dass unter ungünstigen Ernährungsverhältnissen — falls es überhaupt zur Bildung von Sexualorganen kommt — nur Antheridien auftreten[30]). Es stimmt das, wie schon oben be-

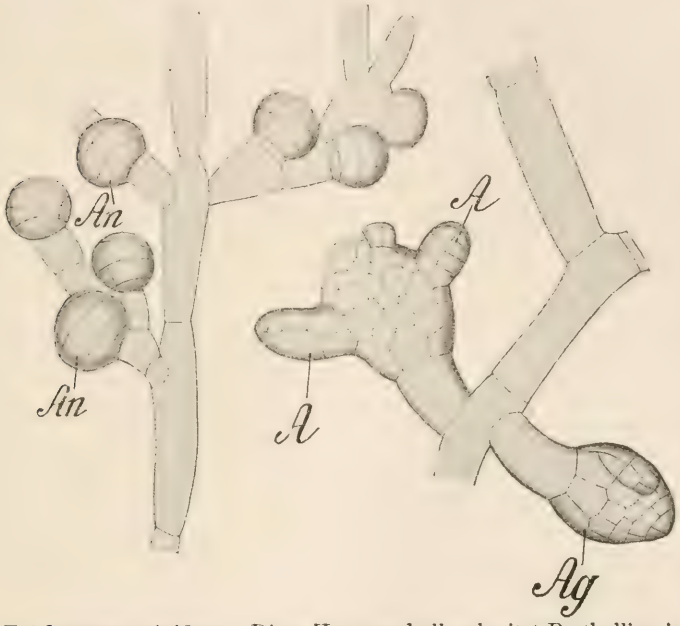


Fig. 8. *Trichomanes rigidum.* Diese Hymenophyllae besitzt Prothallien in Gestalt verzweigter Fäden. Links Stück eines Fadenprothalliums mit Antheridien *An* (unmittelbar an den Fäden), rechts Prothalliumfaden, an welchem „Archegoniophore" sitzen, d. h. massive Zellkörper, an welchen erst die Archegonien (*A*) entstehen.

merkt, mit zahlreichen Fällen bei andern Pflanzen überein. Dabei kommt es offenbar an auf die Produktion kompliziert gebauter organischer Verbindungen. Denn die Verhinderung der Archegonienbildung erfolgt offenbar sowohl bei mangelhafter C- als N- und P-Assimilation.

Auch bei *Equisetum*, wo normal nur „diözische" Prothallien auftreten, können, wie die vor Jahren auf meine Veranlassung von Buchtien ausgeführten Untersuchungen gezeigt haben, die weiblichen

30) Bei einzelnen Farnen (z. B. wie schon Prantl fand bei *Ceratopteris*) genügen schon die in der Spore vorhandenen Reservestoffe, um nach der Keimung die Bildung der Antheridien zu ermöglichen. Das aus der Spore entwickelte Prothallium kann deshalb in solchen Fällen sehr klein sein, zuweilen nur aus zwei Zellen bestehen. Dagegen tritt die Entwickelung der Archegonien stets erst nach ausgiebiger Ernährung des Prothalliums ein.

Prothallien[31]) durch schlechte Ernährung in männliche übergeführt werden. Die männlichen Prothallien stellen sich den weiblichen gegenüber deutlich als Hemmungsbildungen dar, und ebenso ist es auch bei den heterosporen Pteridophyten, nur dass die „Hemmung" hier aus „inneren" Gründen auftritt und schon bei der Sporenbildung erfolgt, wozu sich Übergänge vielleicht auch schon bei den isosporen Formen finden.

Es wird sich also fragen, ob sich in der ungeschlechtlichen Generation der heterosporen Formen Einrichtungen finden, welche auf eine Verschiedenheit in den Bedingungen für die Bildung von Mikro- und Makrosporangien hinweisen, und welche Sporangienformen der ursprünglichen (isosporen) Sporangienform näher steht.

B. Ungeschlechtliche Generation.

Wenn wir zunächst die letzte Frage dahin beantworten, dass die Mikrosporangien der ursprünglichen Sporangiumsform noch näher stehen als die Makrosporangien, so soll damit nicht gesagt sein, dass sie gar keine, sondern nur, dass sie weniger starke Veränderungen erfahren haben, als jene. Es spricht sich das ja schon darin aus, dass in den Mikrosporangien normal noch alle Sporenmutterzellen zur Sporenbildung gelangen (wie bei den isosporen Formen), in den Makrosporangien bei den meisten Formen nur eine. Es ist aber kaum zu bezweifeln, dass z. B. bei *Selaginella* die vier Makrosporen eines Makrosporangiums nicht etwa ebensoviel Baumaterial beanspruchen wie die 256 Mikrosporen eines Mikrosporangiums, sondern mehr; das ist freilich zunächst nur eine auf den Augenschein gegründete Vermutung, da weder Gewichtsbestimmungen noch chemische Analysen vorliegen. Dass mit der Verschiedenheit der Sporenbildung auch eine solche in der Gestalt und im Bau der Sporangien verbunden sein kann, wurde früher für *Selaginella*[32]) gezeigt; die Beziehungen dieser Verschiedenheiten zu der Verbreitung der Sporen traten dabei deutlich hervor.

Ferner ist die Frage zu erörtern, ob Mikro- oder Makrosprorangien in ihrer Stellung verschieden sind, und ob, falls dies der Fall ist, die Verschiedenheit der entspricht, welche für männliche und weibliche Organe oben (p. 663) erörtert wurde.

In der Anordnung der Sporangien lassen sich zwei Fälle unterscheiden: Bei den heterosporen Farnen sind (wenigstens ursprünglich) Makro- und Mikrosporangien in „Sori" vereinigt und zwar so, dass die Makrosporangien über den Mikrosporangien stehen. Bei

31) Wie früher hervorgehoben wurde, ist die Eigentümlichkeit hier die, dass an den weiblichen Prothallien normal die Antheridienbildung, obwohl sie „potentiell" vorhanden ist, ganz unterbleibt, was auch bei Farnen vorkommt.

32) Goebel, Sporangien, Sporangienverbreitung und Blütenbildung bei *Selaginella*. Flora 88 (1901), p. 207.

den heterosporen Lycopodinen stehen die Sporangien einzeln in den Blattachseln und zwar bei den radiären Sporangienständen (welche wir als die ursprünglicheren betrachten) meist so, dass Makrosporangien an der Basis stehen.

Heterospore Farne. Hier zeigen *Azolla* und die Marsiliaceen meiner Ansicht nach das ursprüngliche, *Salvinia* ein abgeleitetes Verhalten.

Bei den Marsiliaceen befindet sich im Sorus oben eine Reihe von Makrosporangien, unterhalb dieser stehen die Mikrosporangien. Analog ist es bei *Azolla*[33]), nur verkümmern hier in den Makrosoris die Mikro-, in den Mikrosoris die Makrosporangien, die „zwitterige" Anlage der Sori tritt aber noch deutlich hervor.

In allen diesen Fällen entstehen die Makrosporangien zuerst; sie sind durch ihre Stellung, durch ihren massigeren Stiel, ihre bedeutendere Größe den Mikrosporangien gegenüber deutlich als die besser ernährten kenntlich.

Damit stimmen auch die experimentellen Untersuchungen von Shattuck überein[34]).

Es gelang ihm in den Mikrosporangien einzelne Sporen von bedeutend größerem Volumen zu erzielen. Es geschah dies in Kulturen, die sehr gut ernährt waren und denen nur wenige Sporokarpien gelassen worden waren. Andererseits zeigten sich die Makrosporangien im jugendlichen Stadium empfindlicher gegen ungünstige Ernährungsbedingungen als die Mikrosporangien.

Salvinia zeigt insofern abweichende Verhältnisse, als Mikro- und Makrosori hier sich ontogenetisch nicht mehr wie bei *Azolla* von einer „zwitterigen" Anlage ableiten lassen. Indes haben sowohl Mettenius[35]) als Heinricher[36]) gelegentlich Sori mit Mikro- und Makrosporangien gefunden, und man wird letzterem nur beistimmen können, wenn er diese Erscheinung als Atavismus betrachtet. Es werden also in den Makrosoris die Mikro-, in den Mikrosoris die Makrosporangien für gewöhnlich spurlos unterdrückt, wie denn auch in anderen Beziehungen (Entwickelungsfolge der Sporangien im Sorus, Verschiedenheit der Wasser- und Luftblätter, Wurzellosigkeit) *Salvinia* sich *Azolla* gegenüber als der stärker veränderte Typus zeigt.

Für die hier erörterte Frage ist es auch von Interesse, dass bei *Salvinia natans* an schwächlichen Seitenzweigen und am Ende der Vegetationsperiode (diese Art ist bekanntlich „einjährig") nur

33) Vgl. z. B. die Abbildung in Goebel, Organographie, Fig. 448.

34) Shattuck, The origin of heterospory in Marsilia (The botanical gazette Vol. XLII [1910], p. 19.)

35) Mettenius, Beiträge zur Kenntnis der Rhizocarpeen. Frankfurt 1846.

36) Heinricher, Die näheren Vorgänge der Sporenbildung der *Salvinia natans*. Sitzungsber. d. Kais. Akad. der Wissensch. LXXXV, Wien 1882.

Mikrosori auftreten — ein deutlicher Hinweis darauf, dass diese weniger Ansprüche an die Ernährung machen als die Makrosori.

Isoëtes. Die *Isoëtes*-Arten sind Pflanzen mit ausschließlich radiären Sprossen. Die Makrosporangien tragenden Blätter (Makrosporophylle) gehen normal den Mikrosporangientragenden voraus; sie treten in etwas kleinerer Zahl als letztere auf[37]). Wenn wir bedenken, dass auf die Mikrosporophylle später sterile Blätter folgen, dass bei schwächlichen Exemplaren von *I. tegulensis* die Zahl der Makrosporophylle auf eines reduziert sein kann, ferner dass bei dieser Art (und wohl auch bei anderen) junge Exemplare vorkommen, welche nur Mikrosporophylle tragen[38]), so ist nicht zu bezweifeln, dass die Bildung der beiderlei Sporangien, resp. Sporophylle von Ernährungsbedingungen abhängig ist, in der Art, dass die Makrosporophylle größere Ansprüche an die Ernährungstätigkeit stellen, als die Mikrosporophylle.

Es wird also bei jungen Exemplaren, in welchen die Ablagerung von Reservestoffen im Stamme noch eine geringere ist, ohne Zweifel möglich sein, experimentell die Bildung von Mikrosporophyllen allein hervorzurufen.

Selaginella. Wenn man Abbildungen, wie die oft kopierte Sachs'sche von *S. inaequalifolia*[39]) ansieht, so könnte man glauben, dass bei dieser Gattung Mikro- und Makrosporangien sich in ihrer Stellung innerhalb der „Blüte" nicht unterscheiden[40]). Man sieht nämlich an dieser Figur links in den Achseln der Sporophylle Mikro-, rechts Makrosporangien. In Wirklichkeit aber liegt die Sache anders. Die Sachs'sche Abbildung ist vollständig richtig. Aber sie bezieht sich auf eine *Selaginella* mit annähernd horizontal stehenden „Blüten". In diesen sind (gleichgültig ob die Blüten gleich große Sporophylle haben oder invers dorsiventral sind) normal die Mikrosporangien auf der Ober-, die Makrosporangien auf der Unterseite angeordnet. Die Sachs'sche Abbildung stellt also einen vertikalen Längsschnitt dar. Dies geht z. B. auch aus der früher von mir veröffentlichten Abbildung von *Sel. chrysocaulos* hervor (a. a. O. p. 225 Fig. 14).

Man hat die Anordnungsverhältnisse verschieden in Gruppen zu gliedern versucht. Spring[41]) hatte vier Typen der Verteilung unterschieden:

---

37) A. Braun, Über die *Isoëtes*-Arten der Insel Sardinien. Sitzungsber. d. phys.-math. Klasse der Berliner Akademie, 7. Dez. 1863, p. 563.

38) Analog der Tatsache, dass bei manchen monözischen Pflanzen in der Jugend nur männliche Blüten auftreten.

39) Goebel, Grundzüge der Systematik etc. Fig. 253, p. 326.

40) Dieser Irrtum kehrt noch wieder in der neuesten Arbeit über *Selaginella* (G. Mitchell, contributions towereds of a knowledge of the anatomy of the genus *Selaginella*, Annals of botany Vol. 24, 1910, p. 22. Die Verf. führen hier als 4. Gruppe die an, welche ein „indiscriminate arrangement of mega- and microsporangia" haben sollen. Wie das Folgende zeigen wird, ist das nicht der Fall.

41) Monographie des Lycopadiacées.

1. Blüten (épis) mit einem Makrosporangium an der Basis (größer als die Mikrosporangien).
2. 4—6 Makrosporangien, welche kaum größer sind als die Mikrosporangien.
3. Makrosporangien in unbestimmter Zahl gemischt mit den Mikrosporangien.
4. Eingeschlechtige Blüten, die aber nicht konstant bei den betreffenden Arten sind.

Eingehender hat Hieronymus[42]) die Verteilung der Sporangien besprochen. Er unterscheidet drei hauptsächliche Blütentypen: 1. die aufrechten, radiären haben meist an der Basis, bisweilen auch in der ganzen unteren Hälfte, selten darüber hinaus Makrosporangien, dann Mikrosporangien. Ein Spezialfall wird durch die Oligomakrosporangiaten dargestellt, bei denen nur ein sehr großes Makrosporangium sich an der Basis der Blätter befindet. 2. Horizontal liegende Blüten zeigen meist die Makrosporangien auf der dem Boden zugekehrten Seite, die Mikrosporangien auf der Lichtseite. 3. Hängende Blüten oder solche mit nach unten umgekehrten Spitzen zeigen nicht selten an der Spitze Makrosporangien. Hieronymus hält einen Einfluss der Schwerkraft auf die Sporangienverteilung für wahrscheinlich. Indes könnte dieser doch nur ein ganz indirekter sein, denn die Entwickelung der Makrosporangien beginnt zu einer Zeit, in welcher diese wohl kaum „schwerer" sind als die Mikrosporangien.

Es möge an einigen Beispielen erörtert werden, welche Verschiedenheiten hier auftreten. Selaginellen des dritten Typus zu untersuchen hatte ich keine Gelegenheit, es mögen also nur die zwei ersten Typen erörtert werden.

Für die orthotropen Blüten gelten wohl die für *Isoëtes* geltend gemachten Gesichtspunkte. Sie würden zu Versuchen besonders geeignet sein, indes sind gerade diese Arten wohl kaum in den Gewächshäusern vertreten; auch die einheimische hierhergehörige *S. spinulosa* gehört nicht zu den leicht zu kultivierenden Pflanzen.

Eigentümliche Verhältnisse finden sich bei *Selaginella rupestris*[43]), insofern als scheinbar hier nur Makrosporangien in einer Blüte vorhanden sind. Diese treten in großer Zahl auf, und sind bei der Untersuchung oft — wenigstens bei dem untersuchten Material aus Amerika — allein vorhanden, so dass die Hypothese von Hieronymus, es könne hier parthenogenetische Entwickelung der Eizellen stattfinden, zunächst nicht unwahrscheinlich erscheint. Tatsächlich erhielt ich auch von 1870 in Cambridge gesammelten Makrosporen, welche 1909 ausgesät wurden, zwei Keimpflanzen. Indes konnte es sich hier um die Weiterentwickelung

42) Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien.

43) Für freundliche Zusendung lebenden Materials möchte ich Herrn Professor Farlow in Cambridge (Mass.) bestens danken. Bemerkt sei, dass die Bezeichnung „*Selaginella rupestris*" teils für eine Sammelart, teils für eine einzige Art benützt wird. Hier ist die letztere, im Sinne von Hieronymus gemeint.

schon befruchteter Eizellen handeln. Dies ist um so wahrscheinlicher, als die Mehrzahl der Makrosporen steril blieb, und da nach den Angaben von Lyon[44]) die Blüten von *Selaginella rupestris* im Frühjahr weiter wachsen und Mikrosporangien hervorbringen, so liegt in den Blüten von *Selaginella rupestris* eigentlich dieselbe Verteilung von Makro- und Mikrosporangien vor, wie bei anderen Selaginellen mit orthotropen Blüten, nur dass die Entwickelung hier eine Unterbrechung erfährt. Auffallend ist aber das Zahlenverhältnis zwischen Makro- und Mikrosporangien: letztere sind hier bedeutend in der Minderzahl, während sonst das Umgekehrte der Fall ist. Die Überzahl der Makrosporangien mag damit zusammenhängen, dass diese Art an sonnigen Standorten wächst, welche zur Anhäufung von Assimilaten besonders geeignet sind.

Selaginella rupestris ist auch sonst, wie Miss Lyon gezeigt hat, merkwürdig. Indes scheint mir die Angabe „that *Selaginella rupestris* normally at the present day produces seed-like sporangia[45]) with well developed embryos" doch keine zutreffende zu sein, denn die Ähnlichkeit der Sporangien mit einem Samen ist eine sehr kleine.

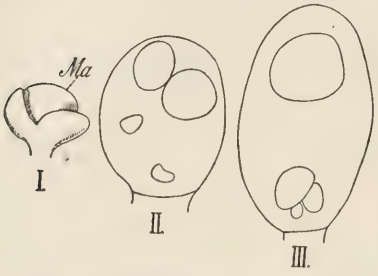


Fig. 9. *Selaginella rupestris*. I Geöffnetes Makrosporangium mit Makrospore (*Ma*) II und III (stärker vergrößert als I). Schnitte durch unreife Makrosporangien mit Makrosporen verschiedener Größe.

Man kann sie in zwei Punkten finden.

1. Während sonst in den *Selaginella*-Makrosporangien vier (selten acht) Makrosporen sich finden, ist die Zahl der Makrosporen bei *Selaginella rupestris* meist eine kleinere — ich fand zwar einmal deren fünf, meist aber sind nur eine oder zwei voll entwickelt, die anderen als kleinere Zellen sichtbar[46]). Wo sie gar nicht mehr nachweisbar sind, liegt wohl eine frühzeitige Verkümmerung vor.

2. Die Sporen werden nicht ausgeschleudert. Man findet die Makrosporangien in trockenen Makrosporangienständen durch einen Längsriss (welcher ebenso lang ist als bei den Makrosporangien anderer Selaginellen) geöffnet, und unter der Öffnung eine oder zwei Makrosporen liegen (Fig. 9). Gelegentlich fallen die Makrosporen auch heraus, da sie ziemlich lose im Makrosporangium liegen. Der sonst so vortrefflich arbeitende Schleudermechanismus der Sporangienwand[47]) versagt hier also — wenigstens in den beobachteten Fällen[48]).

---

44) F. A. Lyon, A study on the Sporangia and Gametophytes of *Selaginella apus* and *Selaginella rupestris*. Bot. gazette XXXII, 1901. — Bemerkt sei, dass, während bei anderen Selaginellen die Makro- und Mikrosporangien schon mit bloßem Auge unterscheidbar zu sein pflegen (die Mikrosporangien durch ihre Rotfärbung), dies bei *Selaginella rupestris* nicht zutrifft, hier sind auch manche junge Makrosporangien rot. — In meinen Kulturen konnte ich in den Blüten während des Sommers nur Makrosporangien finden. Ende August aber traten in einigen auch Mikrosporangien auf, aber nur in geringerer Zahl (etwa 3), auf diese folgten dann weitere Makrosporangien.

45) Sperrung von mir. G.

46) Es wäre nicht ausgeschlossen, dass diese kleineren Sporen als Mikrosporen keimen würden. Doch habe ich dafür keine Anhaltspunkte finden können.

47) Vgl. Goebel, a. a. O.

48) Das kann beruhen entweder auf einem abweichenden Bau der Sporangienwand oder darauf, dass infolge der Verminderung der Sporenzahl das Heraus-„schnipsen" der Sporen nicht eintritt. Soweit eine nicht sehr eingehende Unter-

Bei Zutritt von Wasser können die Makrosporen, auch wenn sie im Sporangium liegen geblieben sind, keimen, und wenn zufällig Mikrosporen herein gelangen, auch Embryonen erzeugen. Aber in einem mit breitem Riss geöffneten Sporangium, in welchem ohne Zusammenhang mit der Sporangienwand eine (oder zwei) Makrosporen liegen, kann ich nichts Samenähnliches sehen, sondern nur eine Kümmerform eines normalen *Selaginella*-Sporangiums. Das spricht sich auch in der Reduktion der Sporen aus und darin, dass, wie auch Miss Lyon beschrieben und abgebildet hat, öfters noch zwei Sporen zusammenhängen.

Es ist offenbar bei dieser Pflanze die geschlechtliche Fortpflanzung von geringerer Bedeutung als die leicht eintretende ungeschlechtliche Vermehrung durch Selbständigwerden einzelner Zweige[49]). Die erstere ist zwar nicht ausgeschlossen, aber die ganze Einrichtung sieht viel mehr wie eine senile Degeneration als wie ein Fortschreiten zur Samenbildung aus! Einmal nämlich werden viele Makrosporen unbefruchtet bleiben, und auch wenn die Embryonen sich entwickeln, werden die Keimpflanzen nur dann Aussicht auf Weiterentwickelung haben, wenn sie irgendwie in die Erde gelangen. Auch könnte man von „samenähnlichen Sporangien" doch wohl nur dann sprechen, wenn der Embryo innerhalb der in den Makrosporangien eingeschlossen bleibenden Makrosporen eine Ruheperiode durchmachen würde. Denn mit Ausnahme der seltenen Fälle „viviparer" Pflanzen ist dies bei allen Samen der Fall. Bei *Selaginella rupestris* liegen die Makrosporen aber, wie wir sahen, in den geöffneten Sporangien, aus denen sie oft auch herausfallen, und sie können gewiss ebensogut auch außerhalb der Sporangien keimen, da sie nach ihrer Ausbildung vom Sporangium ganz unabhängig sind. Der Embryo aber macht keine Ruheperiode durch. Wenn also Miss Lyon in einer späteren Abhandlung[50]) sagt „The female gametophytes and the young sporophytes are retained in the old strobilus until the latter have roots, stems and leaves; the tissue of the sporangium and megasporophyll decay, thus liberating the bodies that lack only integuments to bee seeds"[51]) — so möchte ich dagegen sagen, dass zur Samenbildung noch sehr viel anderes fehlt als ein Integument. Es liegt eine kleine regressive Modifikation eines *Selaginella*-Stadiums vor, nichts Samenähnliches.

Was die Zahl der Makrosporen anbelangt, so hatte schon Spring angegeben, dass bei einigen Arten eine kleinere Zahl als 4 auftritt, seine *S. monospora* hat ihren Namen daher, dass er nur eine Makrospore in den Sporangien antraf. Ich fand die Verhältnisse in zwei untersuchten Blüten dieser Art ziemlich wechselnd, doch stets mehr als eine Spore im Makrosporangium. Z. B. eine große Spore, drei bedeutend kleinere; eine große, zwei mittlere, eine kleine; drei ziemlich gleich große, eine kleine. Immerhin ist eine Übereinstimmung mit dem Verhalten von *S. rupestris* unverkennbar. Wir sehen also, dass die Makrosporenausbildung bei verschiedenen *Selaginella*-Arten von der Norm abweichen kann und dass bei *S. rupestris* der Entleerungsmechanismus des Sporangiums versagt: eine

---

suchung der Sporangien ein Urteil gestattet, scheint mir der Bau der Sporangienwand weniger scharf differenziert zu sein als bei anderen Selaginellen.

49) Das wird ermöglicht durch den Besitz von Wurzelträgern. *Selaginella rupestris* unterscheidet sich dadurch scharf von *Selaginella spinulosa*, bei welcher ich eine Bewurzelung abgetrennter Sprossstücke nie zu erreichen vermochte. Diese Art ist ausschließlich auf die geschlechtliche Fortpflanzung angewiesen.

50) F. A. Lyon, The spore coats of *Selaginella*. Botanical gazette s. 48 (1905), p. 285.

51) Sperrung von mir. G.

an sich unzweckmäßige Eigentümlichkeit, welche aber die Verbreitung der Art deshalb nicht verhindert, weil diese auch auf vegetativem Wege erfolgen kann.

Die plagiotropen Blüten haben, wie Hieronymus zuerst hervorhob, die Makrosporangien auf der Unterseite.

Die Unterseite, auf welcher die Sporangien stehen, ist diejenige, welche am vegetativen Spross die geförderte ist, was sich schon dadurch ausspricht, dass hier die größeren Blätter stehen (vgl. die analogen unten für *Pocris* zu schildernden Verhältnisse). Wenn bei den invers dorsiventralen Blüten hier die kleinen Blätter auftreten, so könnte man vermuten, dass hier eine Korrelation zur Bildung der Makrosporangien vorliege, d. h. dass das Auftreten der ernährungsphysiologisch anspruchsvollen Makrosporangien ein Kleinerwerden, das der anspruchslosen Mikrosporangien umgekehrt ein Größerwerden der zugehörigen Blätter bedinge. Diese Annahme wird, wie mir scheint, dadurch gestützt, dass — wie ich a. a. O. nachgewiesen habe —, die Umkehrung der Anisophyllie sofort verschwindet, wenn man die Blüten nötigt, unter Aufgabe der Sporangienbildung vegetativ weiter zu wachsen. Es wäre demnach die gewöhnliche Anisophyllie auch bei den Blüten latent vorhanden, nur verdeckt durch Korrelationsverhältnisse.

Indes möchte ich nicht verschweigen, dass ich bei *S. rubricaulis* und *minima*[52]), welche invers dorsiventrale Blüten haben, auch in den Achseln der oberen (größeren) Sporophylle Makrosporangien fand, ein Fall, auf welchen die soeben vorgetragene Hypothese nicht passt. Indes mag sie trotzdem nicht unerwähnt bleiben denn es können ja noch andere Faktoren mitwirken, welche das Resultat ändern.

Im übrigen sind die Verhältnisse recht mannigfaltig. Einige Beispiele mögen angeführt werden.

Bei *S. Pouzolziana* var. *obtusifolia* fanden sich bei einer ziemlich kümmerlich wachsenden Pflanze nur Mikrosporangien in den Blüten (sowohl auf der Ober- als der Unterseite), ohne dass sich darunter — wie dies sonst nicht selten vorkommt — verkümmerte Sporangien gefunden hätten, so z. B. bei einer gleichfalls kränklichen *S. viticulosa*, welche in ihren Blüten neben vielen verkümmernden nur Mikrosporangien besaß, nur eine Blüte hatte ein einziges Makrosporangium. Bei *S. erythropus* fanden sich an der Spitze der Blüten nur Mikrosporangien, im unteren Teil der Blüte auf der Unterseite bei

1. 2 Mikrospor. 3 Makrospor. (dann Mikrospor.)
2. 1 „ 2 „ „ „

52) Ob die von Sadebeck als *S. minima* bestimmte Pflanze des Münchener Herbars (gesammelt von Dinklage in Gabun, Westafrika) mit *S. minima* Spr. übereinstimmt, kann ich wegen Mangel an Vergleichsmaterial nicht feststellen.

3.	2 Mikrospor.	1	Makrospor.	(dann	Mikrospor.)
4.		4	„	„	„
5.		2	„	„	„

Analoge Verhältnisse wären von anderen Selaginellen zu berichten. Indes würden die Zahlen kein weiteres Interesse haben. Sie zeigen jedenfalls, dass die Verteilungsverhältnisse bei manchen Arten nicht konstant sind, dass zwar die Makrosporangien sich fast ausschließlich auf der Unterseite ausbilden, ihre Zahl aber offenbar von Ernährungsverhältnissen abhängig ist und dass die Makrosporangienbildung durch ungünstige Ernährungsverhältnisse leichter unterdrückt werden kann als die Mikrosporangienbildung.

(Fortsetzung folgt.)

Woltereck, R.: Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphniden.

(Verh. deutsche zool. Ges. 1909.)

Die Wiederentdeckung der Mendel'schen Gesetze, die Arbeiten der Forscher in Svalöf, dann vor allem Johannsen's Untersuchungen über die Erblichkeit in Populationen und reinen Linien und nicht zum letzten die Mutationstheorie von Hugo de Vries haben uns auf dem Gebiet der Variation und Vererbung in neue Vorstellungsbahnen gedrängt und einen schweren Konflikt mit dem bisher uns geläufigen Vorstellungskreis heraufbeschworen. Diesem Konflikt verdankt auch die vorliegende Untersuchung, die auf einem überaus umfangreichen Beobachtungsmaterial und auf ausgedehnten, in Lunz und Leipzig ausgeführten Experimenten ruht, ihre Entstehung. Ihr Hauptzweck ist kritische Untersuchung zweier Thesen Johannsen's, die etwa so formuliert werden können: 1. die erblichen Anlagen sind feste Größen, die weder bei Geschwistern (bezw. im Keimplasma der Eltern derselben) fluktuierende Variabilität zeigen, noch im Lauf der Generationen kontinuierlich sich ändern können. Die einzig mögliche Aenderung dieser Anlagen besteht in den Mutationen. 2. Die Richtung dieser Mutationen steht in keinem ursächlichen Verhältnis zu den Milieubedingungen. — Hierdurch wird nicht nur der Lamarckismus negiert, sondern auch die Selektionstheorie in ihrer alten Bedeutung aufgehoben. Der große Erfolg, der dieser neuen Lehre ohne Zweifel beschieden war, hatte seinen Hauptgrund wohl in dem Umstand, dass analytische Experimente eingeführt wurden. „In der Erblichkeitslehre", sagte Johannsen, „gibt es immer noch zu viel loses Herumgerede". Indem er seinen Gegnern Zahlenreihen und Kurven entgegenhielt, vermochte er der „exakten Erblichkeitslehre" von vornherein ein Uebergewicht zu sichern. Es war daher das erste Postulat für Woltereck's kritische Untersuchungen, sich „der Waffen der

Gegner zu bedienen" und zum analytischen Experiment zu greifen. Für das zu Artänderungsversuchen verwendbare Material sind drei Bedingungen erforderlich. 1. Das Vorhandensein quantitativ bestimmter Merkmale, 2. die Möglichkeit mit reinen Linien zu arbeiten und 3. das Vorhandensein einer gewissen Mannigfaltigkeit an kleinen Unterschieden. Diesen drei Bedingungen entsprechen nun die mannigfaltigen Lokalrassen der Daphnien. Nicht nur eine erstaunliche Zahl von Elementararten ist da gegeben (ihren Charakter als Elementararten-Biotypen hat Woltereck in den Verh. d. D. Zool. Ges. 1908 bewiesen), sondern auch die Aufzucht in reinen Linien ist durch Parthenogenese ermöglicht und Länge der Spina, Helmhöhe, Stirnwinkel konnten als quantitative Merkmale benutzt werden.

Während Johannsen z. B. bei seinen Getreideversuchen die reinen Linien erst aus den gemischten Populationen isolieren musste, bieten die Daphnien den weiteren Vorteil, dass die meisten *Daphnia*-Kolonien einheitliche Populationen darstellen.

An diesem demnach sehr brauchbaren Material prüft der Verf. die Richtigkeit der von Johannsen vertretenen Anschauungen und legt seiner Untersuchung folgenden Arbeitsplan zugrunde:

1. Analyse der vorhandenen Biotypen unter Berücksichtigung eines bestimmten Merkmales; d. h. Feststellung der ganzen Variationsbreite des betreffenden Merkmales unter allen möglichen Milieubedingungen. Feststellung jener Bedingungen, die einzelne Modifikationen des betreffenden Materiales hervorrufen; und endlich Feststellung der (erblichen) Unterschiede, welche die sämtlichen Modifikationen des betreffenden Merkmals bei verschiedenen Biotypen unter jeweils gleichen Milieuverhältnissen aufweisen.
2. Prüfung der so gefundenen Genotypusmerkmale durch Bastardierungsversuche.
3. Untersuchung, ob die in reinen Linien isolierten Biotypen durch Selektion oder durch andauernde Einwirkung bestimmter Milieubedingungen erbliche Aenderungen erfahren können.

Zunächst wurde der sub 1. angeführte Fragenkomplex in erster Linie in Angriff genommen, die sub 2. und 3. genannten Fragen konnten noch nicht eingehend berücksichtigt werden. Doch ergab sich da schon in Uebereinstimmung mit Johannsen, dass eine Veränderung des Genotypus durch Selektion nicht möglich ist.

Die unter 1. zusammengefassten Fragen behandelt der Verf. in folgender Weise. Er stellt zunächst sämtliche Phänotypen des Quantitativmerkmales Kopfhöhe fest und unterzieht dieselben einer Analyse. Die bei den Frequenzkurven ersichtliche Verschiebung kann auch künstlich erzeugt werden. Sie wird bedingt durch die Ernährung, indirekt auch durch die Temperatur und durch einen inneren Faktor, die Generationszahl. Bisher hat man bekanntlich der Wassertemperatur unter dem Eindruck der Arbeiten von Wesenberg-Lund und Ostwald eine ausschlaggebende Rolle bei den

Formveränderungen der Daphnien zugeschrieben. Woltereck's Experimente zeigen aber, dass dies nicht zutrifft. Von den äußeren Faktoren muss die Ernährung als fast allein bedeutsam bewertet werden, da von ihr der in Wirklichkeit ausschlaggebende Faktor, die Assimilationsintensität, in erster Linie abhängt. In Kulturen, die hinsichtlich der Temperatur, des Salz- und Gasgehaltes, des Volumens und Lichtes völlig gleiche Bedingungen aufwiesen, vermochte Woltereck durch eine wertvolle, von ihm geschaffene Methodik die Ernährung als einzigen variablen äußeren Faktor in beliebigen Abstufungen zur Einwirkung zu bringen. Es ergab sich, dass die Quantitätsunterschiede der Assimilation den Quantitätsunterschieden der Kopfhöhe direkt proportional sind.

Der innere Faktor, die spezifische „Helmpotenz", erwies sich daneben als wirksam, jedoch in den verschiedenen Generationen mit verschiedener Intensität.

Ausführlich behandelt nun der Verf., wie die sämtlichen Phänotypen der Kopfhöhe für eine Elementarart festgestellt und dargestellt werden. Er sucht durch Konstruktion von Frequenzkurven die Mittelwerte der Kopfhöhe einer *Hyalodaphnia*-Rasse unter minimalen, mittleren und optimalen Ernährungsbedingungen festzustellen. Die so gefundenen Mittelwerte liefern die Ordinaten zur Konstruktion einer „Phänotypenkurve", die als Abszissenwerte die Nahrungsquantitäten oder die Generationszahl zeigt. Zu einer einigermaßen vollständigen Darstellung der Phänotypengesetzmäßigkeit sind demnach 9 Phänotypenkurven erforderlich, nämlich für die Helmhöhe

1. in den Anfangsgenerationen,
2. in den mittleren Generationen,
3. in den alten Generationen

bei a) minimaler, b) mittlerer, c) optimaler Ernährung.

Das Ergebnis dieser Kurvenbestimmungen ist die Erkenntnis, dass irgendein Quantitativmerkmal in seiner vollen spezifischen Beschaffenheit nur durch eine große Zahl von Relationszahlen charakterisiert werden kann. Deren Gesamtheit bezeichnet Woltereck als die spezifische Reaktionsnorm des analysierten Merkmals.

Da nun alles, was an einer Art oder Elementarart spezifisch ist (sie von anderen Biotypen unterscheidet), in den Keimzellen auf die nächste Generation vererbt werden muss, muss eben auch die Reaktionsnorm mit allen ihren zahllosen spezifischen Relationen vererbt werden. Ferner müssen die verschiedenen Biotypen der Gattung *Daphnia* durch erbliche Veränderungen in der Reaktionsnorm entstanden sein, bezw. noch entstehen. Wird nun die Reaktionsnorm nur durch Mutation ohne Milieubestimmung verändert, oder kontinuierlich und durch Einwirkung des veränderten Milieus?

An einer *Daphnia longispina*-Kultur aus dem Lunzer Untersee beobachtete Woltereck das Entstehen einer durch Rostrumverlängerung gekennzeichneten Daphnie; die für die Stammform und diese

neu aufgetretene konstruierten Phänotypenkurven verlaufen parallel und kennzeichnen diese sprunghaft aufgetretene, nicht vom Milieu bestimmte Daphnie als typische Mutation. Doch handelt es sich da um vereinzelte, seltene Erscheinungen.

Ganz anders gestaltet sich der Verlauf der Phänotypenkurven bei drei Lokalformen der *Hyalodaphnia cucullata*. Bei minimaler Ernährung sahen alle drei einander so ähnlich, dass selbst ein geübter Beobachter sie kaum zu unterscheiden vermochte. Während jedoch die eine bei gesteigerter Ernährung keine nennenswerte Helmvergrößerung aufweist, zeigt die zweite schon bei mittlerer Ernährung eine starke Helmvergrößerung, die bei weiterer Nahrungs-

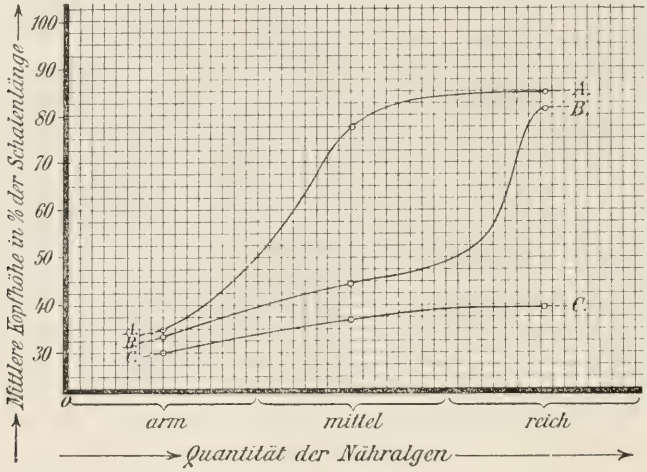


Fig. 1. Graphische Darstellung der Kopfhöhe in ihrer Abhängigkeit von der Assimilation bei drei verschiedenen Lokalarten (Biotypen) von *Hyalodaphnia*: Biotypus *A* erreicht eine Helmhöhe von 80 % bei mittlerer, *B* bei optimaler Ernährung, *C* garnicht; bei spärlicher Nahrung sind alle drei Biotypen, bei mittlerer sind *B* *C* und annähernd gleich.

zufuhr keine nennenswerte Steigerung mehr erfährt, und die dritte erreicht erst bei optimaler Ernährung Helme von der Größe, die die zweite Lokalform schon bei mittlerer Ernährung aufweist. Ein Blick auf die Kurven (Fig. 1) zeigt sofort den Gegensatz zu den Phänotypenkurven der Mutationen. Hier liegen partielle Unterschiede der Reaktionsnorm vor, die auf eine partielle, nicht totale (also sprungweise) Veränderung der Reaktionsnorm schließen lässt. Dass diese partiellen und folglich kontinuierlichen Veränderungen milieubestimmte Veränderungen sind, konnte noch durch weitere Experimente gezeigt werden.

Schon in den ersten Versuchsreihen (Verh. D. Zool. Ges. 1908) zeigte Woltereck die Möglichkeit, künstliche Uebergangsformen zu erzielen. Die bei Lunz als Elementararten auftretenden: Obersee- und Untersee-Daphnien konnte er durch Anwendung einer über-

trieben vertauschten Lebenslage nahezu ineinander überführen. Ferner lassen sich in den Mast- bezw. Hungerkulturen alle möglichen Uebergänge konstatieren. Daraus folgt: 1. dass die Merkmale der beiden Arten nicht diskontinuierlich, durch Mutation, verschieden geworden sind, 2. dass dieses Verschiedenwerden eine Funktion der Milieubesonderheiten gewesen sein muss.

Weiters kommt die verschiedene Reaktionsnorm in verschiedenen Generationen zur Sprache. Die ersten Generationen nach dem Dauerei produzieren bei gleicher Nahrung einen niedrigeren Kopf als die mittleren Generationen. Woltereck sieht hierin eine erblich fixierte Verringerung oder Erschwerung der Helmbildung bei den an minimale Nahrung gewöhnten Frühjahrsgenerationen, also wiederum — wenn auch etwas versteckt — eine Milieuwirkung.

Ein besonderer Abschnitt ist nun der Analyse der phänotypischen und genotypischen Unterschiede des Quantitativmerkmals „Sexualität" gewidmet. Diese wird als Tendenz eines Tieres, sich geschlechtlich statt parthenogenetisch fortzupflanzen definiert. Maßstab für dieselbe ist der Prozentsatz an Männchen und Dauereiern, so dass die Sexualität auf diese Weise eine ebenso messbare Quantitativeigenschaft ist, wie die Kopfhöhe, Spinalänge etc. Es zeigte sich nun, dass auch hier jede Elementarart eine besondere Phänotypenkurve aufweist und die ganz parallel zum Studium der Helmhöhe ausgeführte Untersuchung der Sexualität führte ebenfalls zu dem Resultat, dass die Sexualitätsdifferenzen der Biotypen kontinuierlich entstanden und milieubedingt sind.

Ganz wie in den früheren Kulturen zeigte sich bei Untersuchung der Sexualität das Auftreten natürlicher Uebergänge. Bei drei Biotypen, die in dieser Hinsicht bei Unterernährung einander völlig durch 100%ige Sexualität glichen und bei Ueberernährung durch überwiegende Parthenogenese, zeigte sich bei mittlerer Ernährung eine deutliche Differenzierung: die eine Form reagierte mit 50%, die andere mit 75%, die dritte mit 100% Sexualität.

Bei solchen Elementararten, die unter natürlichen Milieuverhältnissen sich durchweg verschieden verhalten, konnten durch abnorme Ernährung „künstliche Uebergänge" veranlasst werden. Eine durch stark ausgeprägten Sexualitätszyklus ausgezeichnete *Daphnia pulex* aus den Almtümpeln bei Lunz konnte durch gleichmäßig reiche Ernährung in eine rein parthenogenetische Kolonie umgewandelt werden. Es liegt demnach die Annahme nahe, dass der Uebergang von den Sexualverhältnissen der Hochgebirgsformen zur azyklischen Vermehrung vieler Cladoceren nicht sprungweise entstanden, sondern milieubestimmt ist.

Recht einschneidend kompliziert sind hier die Reaktionsunterschiede der Generationen. Durch Beobachtung einer größeren Zahl von *Daphnia*-Lokalformen kommt Verf. zur Aufstellung von vier Kategorien, die sich durch den Zeitpunkt des Eintritts der Sexualität und den Grad derselben unterscheiden. Nämlich:

1. Die Sexualität steigt rasch im Verlaufe weniger (1—3) Generationen von 0 auf 100% und wird dann obligatorisch.

2. Die Sexualität steigt im Verlaufe zahlreicher (10 und mehr) Generationen allmählich von 0 auf 100% und wird schließlich obligatorisch.

3. Die Sexualität steigt zunächst rasch an, ohne aber alleinherrschend zu werden.

4. Alle Generationen sind obligatorisch parthenogenetisch.

Die allmählichen Abstufungen unter dem Einfluss des Milieus ergeben sich aus den für verschiedene Generationen konstruierten Phänotypenkurven, zu denen eine zur zweiten Kategorie gehörige

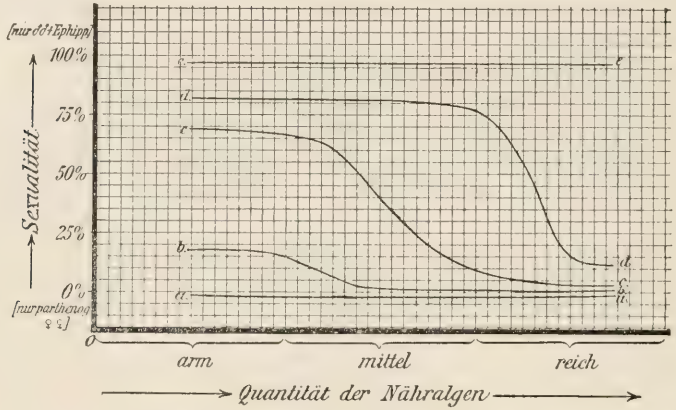


Fig. 2. Graphische Darstellung der Sexualität in ihrer Abhängigkeit von der Assimilation und der Generationszahl bei einer Lokalrasse von *Hyalodaphnia*: die ersten Generationen (*a*) sind unter allen Umständen parthenogenetisch; bei den mittleren (*b*, *c*, *d*) ist eine immer größer werdende Assimilationsintensität nötig, um die steigende bisexuelle Tendenz zu unterdrücken; noch später (*e*) werden nur noch Männchen oder Dauereier erzeugt, von ganz vereinzelten Weibchen abgesehen, welche dann ihrerseits rein bisexuell produzieren.

(also monozyklische) *Hyalodaphnia cucullata* das Material lieferte (Fig. 2). Ferner zieht Woltereck noch eine polyzyklische Tümpelform in den Kreis seiner Betrachtungen, als Beispiel der ersten Kategorie. Und zwar *Daphnia magna*, über deren Verhalten von Scharfenberg unter Woltereck's Leitung arbeitete. Nicht nur von Generation zu Generation, sondern sogar von Wurf zu Wurf bei ein und demselben Weibchen wurde eine Steigerung der Sexualität konstatiert. Nach übereinstimmenden Ergebnissen von Fräulein O. Kuttner und von von Scharfenberg wird die Produktion der Männchen hier — im Gegensatz zu der von Woltereck analysierten *Hyalodaphnia* — durch Ernährungsgrade nicht beeinflusst, sondern nur die Bildung befruchtungsbedürftiger Dauereier und Ephippien. Eine der dritten Kategorie zugehörige dizyklische *Daphnia galeata* zeigt schon in der zweiten Generation ab ephippio bis zu 60% Ephippien und Männchen. Dann folgt eine asexuelle Pe-

riode und endlich unvermitteltes Wiederansteigen der Sexualität (80—90 %).

Diese Beispiele zeigen deutlich, dass die erblich fixierten Reaktionsnormen durch die mannigfachsten Uebergänge von Biotypus zu Biotypus verknüpft sind. Sprungartiges Entstehen erscheint daher ausgeschlossen.

Die periodischen, gesetzmäßigen Schwankungen der sexuellen Reaktionsnorm können nur durch entsprechende Schwankungen jener Agentien entstanden sein, welche noch heute, wenigstens in den mittleren Generationen, den quantitativen Wert der Sexualität bedingen. Wenn in den Kulturen diese periodischen Schwankungen trotz gleichbleibender Intensität der Agentien gewahrt bleiben, so kann dies wohl nur als Fixierung eines milieubedingten Vorganges infolge lange dauernder Einwirkungen erklärt werden.

Inwiefern stehen nun die eben angeführten Kategorien in einem Abhängigkeitsverhältnis zum Milieu? Der Turnus der ersten Kategorie: Dauereier — 1 bis 3 parthenogenetische Generationen — hat seine normale Ursache in dem raschen Verbrauch der vorhandenen Nahrung, die durch das Missverhältnis zwischen Daphnienzahl und dem von den Daphnien bewohnten Wasserquantum — die dieser Kategorie angehörigen Daphnien sind polyzyklische Bewohner kleiner Wasserbecken — schnell erschöpft ist. Im Verlauf unendlich vieler solcher Generationsfolgen wurde dieser Turnus so fixiert, dass er im Experiment bei gleicher Ernährungsintensität beibehalten wird. Es liegt also ein milieubedingtes genotypisches Merkmal vor, an dessen Zustandekommen nach Ansicht des Verf. auch die Naturzüchtung beteiligt ist, die ja übrigens ihrerseits selbst eine indirekte Milieuwirkung darstellt.

In ähnlicher Weise fügt sich das Verhalten der monozyklischen Daphnien der zweiten Kategorie dem gegebenen Erklärungsversuch, obgleich hier die asexuelle Vermehrung der ersten Frühjahrgenerationen einige Schwierigkeiten bereitet, die ja wahrscheinlich ärmliche Nahrung vorfinden, wenn nicht das Zentrifugenplankton hier eine bisher übersehene Nahrungsquelle darstellt.

Für das Verhalten der dizyklischen Daphnien gibt Woltereck zwei Erklärungsversuche, von denen ihm der erste plausibler erscheint.

Diese erste Erklärung sieht in den Nahrungsverhältnissen den Grund: durch starke Vermehrung wird die Nahrung rasch verbraucht; daraus resultiert ein Ansteigen der Sexualität und ein Rückgang der Individuenzahl der Population. Die Ueberlebenden finden wieder reichere Nahrung und es kommt zu einer zweiten, langsamer anschwellenden Geschlechtsperiode.

Die zweite Erklärung hält die erste Sexualperiode für eine Reminiszenz an die Eiszeit, die zweite für eine Einrichtung, die unserer heutigen Sommerlänge ihre Entstehung verdankt. Eine Untersuchung des Referenten über das Zentrifugenplankton (cf.

Intern. Revue der Hydrobiol. 1910) spricht zugunsten der ersten Annahme.

Azyklische Kolonien entstehen in Gewässern, die das ganze Jahr Mittel für eine hinreichende Assimilation gewähren. Selbst die sonst polyzyklische *Daphnia pulex* kann unter solchen Umständen, wie die Kolonie aus dem Astronisee bei Neapel zeigt, azyklisch werden.

In einem dritten Abschnitt kommen regressive Varianten zur Besprechung, ihr Auftreten, sowie die Versuche des Verf. zur Hervorrufung und Fixierung regressiver Varianten. Als solche kamen das Nebenauge und die Scheitelzähnchen der Hyalodaphnien in Betracht.

In der Systematik spielte das Nebenauge bisher meist die Rolle eines Alternativmerkmals, — Daphnien mit und ohne Nebenauge wurden scharf geschieden und der Verdacht, dass die regressive Variante eine Mutation sei, lag nahe. Allein es zeigten sich alle Uebergänge vom vollständig entwickelten bis zum gänzlich fehlenden Nebenauge. Und zwar finden sich Uebergänge in zwei Richtungen: entweder sind die Zellen des Nebenauges mehr oder weniger erhalten und es fehlt das Pigment, oder es ist das Pigment mehr oder weniger vorhanden und die Zellen sind rückgebildet. Es zeigte sich ferner auch hier, dass der Prozentsatz der Rückschläge mit der Generationszahl steigt. Die reinen Linien zeigten bezüglich des Nebenauges große Regellosigkeiten. Eine Beeinflussung dieses regressiven Merkmals durch das Milieu konnte nicht konstatiert werden.

Auch die Scheitelzähnchen zeigen die mannigfaltigsten Uebergänge im Ausbildungsgrad, in der Häufigkeit des Auftretens, in der Erblichkeit und der Bevorzugung bestimmter Generationen. Es liegt also auch hier — wie beim Nebenauge — kein Alternativmerkmal vor. Im Gegensatz zu den beim Nebenauge gemachten Erfahrungen zeigt sich bei den Scheitelzähnchen eine in ihrer Kausalität noch unverständliche Beeinflussung durch das Milieu. Werden nämlich reife Weibchen aus hoher Temperatur (25°) plötzlich in niedrige (12°) versetzt, so besteht der Wurf derselben aus Daphnien mit Scheitelzähnchen.

Es ergab sich aus allen über die regressiven Varianten angestellten Versuchen, dass dieselben hinsichtlich ihres Entstehens bezw. Verschwindens dieselben Verhältnisse zeigen wie die früher besprochenen Quantitativmerkmale Helmhöhe und Sexualität.

Entgegen der von Johannsen vertretenen Meinung einer „genotypischen Festheit“ kommt Woltereck durch eine weitere Serie von Experimenten zur Ueberzeugung, dass durch lange Einwirkung bestimmter Milieustufen neue genotypische Quantitativmerkmale hervorgebracht werden können. Schon aus einigen früher erwähnten Versuchsreihen geht dies hervor, am deutlichsten aber aus Kulturen der Lunzer Unterseedaphnie bei Ueberassimilation. Die auf diesem Wege angebahnte Annäherung an den Oberseetypus konnte von Stufe zu Stufe mehr gefestigt werden. Diese zunehmende Fixierung erfolgt in drei Perioden: In der ersten Periode stellt sich große

Unbeständigkeit der Form ein; in das alte Milieu zurückgebracht nehmen die Tiere schon bei der nächsten Häutung ihre ursprüngliche Form wieder an.

In der zweiten Periode (3 bis 4 Monate nach dem Einsetzen in die Gefangenschaft) erschienen die Versuchstiere „akklimatisiert". Es herrscht eine einheitliche Form; bei der Zurückversetzung ins alte Milieu gewinnen junge Tiere erst nach mehreren Häutungen, ältere überhaupt nicht ihre Körperform wieder. Die im früheren Milieu geborenen Nachkommen zeigen alle den ursprünglichen Bau.

Die dritte Periode ist durch Konstanz des neuen Typus auch unter den alten Bedingungen gekennzeichnet. Ein Fortschritt von bloß phänotypischer zu genotypischer Veränderung ist unverkennbar.

Ganz analog konnte Woltereck auch Beispiele für die erbliche Wirkung anhaltender Milieuwirkung auf die Sexualität beibringen.

In einem Zusatz über die Ursachen der kontinuierlichen Variation in Johannsen's und seinen Versuchen zeigt Woltereck, dass sein Material eine Fehlerquelle vermeidet, die Johannsen nicht umgehen kann und dass somit die *Daphnia*-Kulturen günstigeres Material darstellen. In einem zweiten Zusatz werden die schädlichen Wirkungen der Anhäufung von Stoffwechselprodukten im Wasser besprochen. In einem dritten Zusatz setzt uns der Verf. auseinander, wie er sich die partiellen Veränderungen der Reaktionsnorm entstanden denkt.

In einem vierten und letzten Zusatz nimmt endlich Woltereck zu einem sehr aktuellen Thema Stellung, zur Frage nach den Generationszyklen der Cladoceren. Während sich (von einem interessanten Vermittlungsversuch Keilhack's abgesehen) bisher die Hertwig-Schüler (Sexualität eine Folge veränderter Kernplasmarelation) und die Weismann-Schüler schroff gegenüber standen, zeigt der Verf. an speziellen Beispielen, dass

1. äußere Milieufaktoren und
2. die innere, erbliche, spezifische Potenz

als Ursache der Sexualität in Betracht kommen. Bald können die äußeren Faktoren die Oberhand gewinnen (z. B. bei *D. obtusa* von Lunz), bald die inneren (z. B. bei der *Hyalodaphnia* von Borsdorf).

Ist es nun für die Cladocerensexualität charakteristischer, dass der Phänotypus derselben von Milieuverhältnissen verändert werden kann oder dass in diesem Merkmal eine zyklische genotypisch festgelegte und zuweilen den Einflüssen der äußeren Faktoren trotzende Periodizität hervortritt?

Verschiebungen des Phänotypus durch Milieuveränderungen gilt für alle Quantitativmerkmale und entbehrt daher des speziellen Charakters. Die innere Periodizität, deren Macht durch Woltereck und seinen Schüler von Scharffenberg auch in solchen Fällen nachgewiesen wurde, wo die äußeren Verhältnisse gleich bleiben oder dem typischen Ablauf entgegenwirken, muss als das eigentlich Charakteristische angesehen werden. „Es gibt doch Generations-

zyklen im Sinne Weismann's", schließt Woltereck seine Ausführungen, die Ziegler gleich nach dem Vortrage als die feinste Analyse dieser Vorgänge bezeichnet hat. Es ist zu hoffen, dass die von Woltereck selbst unternommenen und zum Teil geleiteten fortsetzenden Arbeiten auf diesem Gebiete von gleichem Erfolg gekrönt sein werden. **Dr. V. Brehm.**

N. Gaidukov, Dunkelfeldbeleuchtung und Ultramikroskopie in der Biologie und in der Medizin.

Gustav Fischer, Jena 1910, 8°, 83 S., 13 Abbild. im Text, 3 Lichtdruck- und 2 chromolithographische Tafeln.

Als vor 7 Jahren Siedentopf und Zsigmondy eine Methode angaben, Teilchen im Mikroskop sichtbar zu machen, deren Größe unterhalb des Auflösungsvermögens der stärksten Linsensysteme lag, knüpfte man in den biologischen Wissenschaften große Hoffnungen an diese neue Erweiterung der menschlichen Sinne; diese Hoffnungen haben sich bis heute nicht erfüllt, und so kam die etwas umständliche „ultramikroskopische" Beobachtung nicht in allgemeinen Gebrauch. Erst neuerdings ist sie unter dem bescheideneren Namen der Dunkelfeldbeleuchtung und in verbesserter, bequemerer Form für manche mehr praktische Aufgaben, wie z. B. zum raschen Auffinden der sehr zarten, aber doch auch im hellen Gesichtsfeld darstellbaren Syphilisspirochäten in Aufnahme gekommen, während ihr die Physiker und physikalischen Chemiker ein größeres Interesse entgegenbringen.

Unter diesen Umständen ist die vorliegende Zusammenstellung sehr erwünscht und brauchbar, in der der Autor wohl alle wesentlichen biologischen ultramikroskopischen Beobachtungen zusammengefasst hat und zur vielfältigen Verwertung der Methode anregt und bequem anleitet. In den Referaten hätte er vielleicht etwas strengere Kritik an den Berichten einzelner Autoren üben dürfen.

Am interessantesten und wichtigsten sind die Kapitel, in denen der Autor über seine eigenen Beobachtungen am Pflanzenprotoplasma berichtet und, auch historisch ausführlich, für die Nägeli'sche Micellartheorie plädiert. Er deutet die Bütschli'schen Wabenstrukturbilder am lebenden Objekt als durch Beugungsscheibchen bedingt und legt dar, wie Nägeli's Anschauungen durchaus in Uebereinstimmung mit dem neuesten Wissen von den Kolloiden stehen. Beim Absterben des Protoplasmas wandle sich das Hydrosol, das dieses im Leben darstellt, in ein Hydrogel um.

Werner Rosenthal.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig
Professor der Botanik Professor der Zoologie
in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal
Prof. der Physiologie in Erlangen.

Der Abonnementspreis für 24 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27. Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig. München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einsenden zu wollen.

Bd. XXX. **1. November 1910.** **№ 21.**

Inhalt: **Papanicolau**, Experimentelle Untersuchungen über die Fortpflanzungsverhältnisse bei Daphniden (*Simocephalus vetulus* und *Moina rectirostris* var. *Lilljeborgii*). — **Goebel**, Ueber sexuellen Dimorphismus bei Pflanzen (Fortsetzung). — Hollrung, Jahresbericht über das Gebiet der Pflanzenkrankheiten.

Experimentelle Untersuchungen über die Fortpflanzungsverhältnisse der Daphniden (Simocephalus vetulus und Moina rectirostris var. Lilljeborgii).

Von Dr. Georg Papanicolau.
(Aus dem zoolog. Institut München.)

I. Geschichtliches.

Die Geschichte der Fortpflanzungsverhältnisse bei der Familie der Daphniden beginnt mit Swammerdam (1637—80), dem ersten Naturforscher, der eine Daphnide näher untersucht und beschrieben hat. Die ersten Forscher, die, infolge des überwiegenden parthenogenetischen Fortpflanzungsmodus der Repräsentanten dieser umfangreichen Gruppe, nur weibliche Tiere beobachteten, haben die Vermutung ausgesprochen, dass die Tiere zwittrig seien. Diese falsche Ansicht wurde von O. Müller (1) widerlegt, der die ersten Männchen auffand und durch seine umfangreichen Untersuchungen die Grundlage für die späteren Forschungen legte. Weitere Schwierigkeiten machte den älteren Beobachtern die eigentümliche Bildung der Ephippien, welche die Aufgabe haben, die Dauereier vor der Austrocknung zu schützen. So hielt man dieselben lange Zeit für krankhafte Missbildungen, bis spätere Untersuchungen uns über ihre physiologische Funktion Klarheit brachten.

Nachdem nun alle diese Eigentümlichkeiten der Fortpflanzung der Daphniden in ihrem Wesen erkannt worden waren und die Exi-

stenz einer parthenogenetischen Fortpflanzung durch (sich ohne Befruchtung entwickelnde) Sommer- oder Subitaneier einerseits, andererseits einer in späterer Zeit auftretenden gamogenetischen[1]) Fortpflanzung durch die Bildung von befruchtungsbedürftigen Winter- oder Dauereiern bestätigt war, richtete sich die Aufmerksamkeit der Forscher auf die bis jetzt noch nicht in ihrem ganzen Umfange geklärte Frage, ob das Auftreten und die Dauer dieser zwei Fortpflanzungsweisen nur durch innere Faktoren bedingt sei, oder ob vielmehr auch äußere Einflüsse dabei eine Rolle spielen. Erst Lubbock (2) und später Kurz (3) und Schmankewitsch (4) sind, teils durch Beobachtungen im Freien, teils durch experimentelle Untersuchungen zu der Ansicht gekommen, dass ungünstige Lebensverhältnisse (Nahrungsmangel, Kälte, Austrocknung, Verunreinigung, Konzentration des Salzgehaltes des Wassers u. s. w.) die Ursache des Überganges von der Parthenogenesis zur Gamogenesis bilden.

Einen Bekämpfer hat diese Auffassung in Weismann (5) (1880) gefunden, der auf Grund ausgedehnter Beobachtungen und Experimente die vollständige Unabhängigkeit der Fortpflanzungsverhältnisse der Daphniden von äußeren Faktoren verteidigte. Nach Weismann hat sich durch Selektion eine zyklische Periodizität der Fortpflanzungsmodi herausgebildet, die ganz unabhängig von jedem äußeren Einfluss einen je nach den verschiedenen Arten verschiedenen Verlauf nimmt[2]).

Diese Auffassung Weismann's von der vollständigen Unabhängigkeit der Fortpflanzungsverhältnisse der Daphniden von allen äußeren Einflüssen focht erst L. R. de Kerhervé (6) (1892) an, der durch Experimente an *Daphnia magna* und *Daphnia lacustris* zu der Ansicht gekommen war, dass die Ernährung als ein geschlechtsbestimmender Faktor zu betrachten sei, da der Hunger das Auftreten der gamogenetischen Fortpflanzung herbeiführen kann, reichliche Nahrung dagegen die parthenogenetische Fortpflanzung zu verlängern imstande ist. Zu derselben Ansicht kam auch Issakowitsch (7) (1905), der eine Abhängigkeit der Fortpflanzungsverhältnisse von Temperatur und Nahrung bei *Simocephalus vetulus* und *Daphnia magna* beweisen konnte. Diese Resultate von Issakowitsch wurden sofort von Keilhack (8) und Strohl (9) angefochten, die auf Grund von eigenen Beobachtungen an *Polyphemus pediculus* die Weismann'sche Unabhängigkeitslehre verteidigten.

1) Die Ausdrücke „gamogenetisch" und „Gamogenesis" im Gegensatz zu „parthenogenetisch" und „Parthenogenesis" scheinen mir besser als die bis jetzt gebrauchten Ausdrücke „sexuell oder geschlechtlich" und „Sexualität oder Geschlechtlichkeit" zu sein.

2) Weismann unterscheidet polyzyklische, monozyklische und azyklische Formen, je nachdem sie in einem Jahre mehrmals (Bewohner der kleinen Pfützen), einmal (Bewohner der größeren Tümpel), oder gar nicht (Bewohner der größeren Seen) eine gamogenetische Fortpflanzung durchmachen.

Dieselbe Ansicht vertrat in neuerer Zeit Fräulein Kuttner (10) nach Untersuchungen an mehreren Daphnidenarten, während andererseits Professor Woltereck (11) mit seinen Schülern und Dr. Langhans (12) einen Einfluss gewisser äußerer Faktoren (Nahrung, chemische Beschaffenheit des Wassers), bestätigten.

Bevor ich nun in eine eingehendere Erörterung und Kritik dieser Arbeiten eintrete, will ich eine Beschreibung meiner eigenen Experimente geben, die ich auf Anregung von Herrn Prof. R. Hertwig im zoolog. Institut von München vom Anfang Mai 1909 bis Ende Februar 1910 durchgeführt habe.

II. Material und Methoden.

Ich habe meine Untersuchungen an zwei Daphnidenarten vorgenommen, einem Teichbewohner *Simocephalus vetulus* (O. F Müller) und einem Pfützenbewohner, *Moina rectirostris* var. *Lilljeborgii* (Schödler), beide aus Dauereiern gezüchtet. Die Dauereier von *Simocephalus* sammelte ich im Schlamm eines großen Teiches[3]) des Nymphenburger Parkes am Ende April 1909 und züchtete sie in großen Gläsern (2 Liter Inhalt). Am 17. Mai 1909 ist das erste parthenogenetische Weibchen ausgeschlüpft und aus diesem Exemplar, welches ich in Zimmertemperatur züchtete, stammen alle meine *Simocephalus*-Kulturen.

Fünf andere parthenogenetische Weibchen, welche am 16., 17. und 19. Mai aus anderen Dauereiern ausgeschlüpft waren, kultivierte ich unter anderen Bedingungen (hohe und niedrige Temperatur, Hunger), aber nur für die Dauer einer Generation.

Die Dauereier von *Moina* stammten dagegen aus einem sehr kleinen Tümpel bei Irschenhausen, welcher Anfang Juli auszutrocknen begann. Die Tiere waren in ausgesprochener gamogenetischer Fortpflanzung; ich entnahm sie einem großen Glas, welches der Institutsdiener Schwenold ins Institut gebracht hatte; am 12. Juli 1909 konnte ich etwa 100 frisch abgelegte Dauereier sammeln, die ich unter verschiedenen Bedingungen (Kälte, Zimmertemperatur, Wärme, Austrocknung, Einfrieren) züchtete. Von den Tieren, welche aus diesen Dauereiern ausgeschlüpft waren (genauere Angaben werde ich weiter unten in einem besonderen Kapitel geben), legte ich mehrere Kulturen unter verschiedenen Bedingungen an, von denen ich hauptsächlich eine aus einem Stammtier stammende Hauptkultur im Verlauf des ganzen Zyklus verfolgte.

Zur Unterscheidung dieser verschiedenen Kulturen werde ich die großen Buchstaben S für *Simocephalus* und M für *Moina* anwenden, während ich mit den kleinen Buchstaben a, b, c, d u. s. w. die verschiedenen Stammtiere bezeichnen werde.

3) Zu bemerken ist, dass dieser Teich jedes Jahr am Ende Oktober künstlich ausgetrocknet und erst im Frühling wieder mit Wasser gefüllt wird.

Ich habe drei Temperaturen angewandt: 1. Wärme (22—24°), in einer mit Wasser gefüllten Wanne, die ich durch eine Gasflamme erwärmte, 2. Zimmertemperatur (14—16°), in einer anderen im Zimmer gehaltenen Wanne, deren Wasser ich während der heißen Tage des Sommers regelmäßig 2—3mal jeden Tag wechselte, 3. Kälte (6—8°), im großen Kälteschrank des zoologischen Instituts.

Die Nahrung meiner Tiere bestand aus zerriebenen Diatomeen und Grünalgen, die ich jedesmal frisch aus dem botanischen Garten holte. Den so entstandenen Brei siebte ich durch ein sehr feines Netz hindurch, um die Beimischung von Eiern und kleinen Tieren zu vermeiden. Die Gefahr war jedenfalls nicht sehr groß, da die Tümpel, aus welchen ich diese Pflanzen herausholte, weder von *Simocephalus* noch von *Moina* bewohnt waren. Diese Ernährungsmethode erwies sich als sehr gut, während das Beimischen von Mehl sich als schädlich herausstellte, da es den Tieren durch das Verkleben der Beine große Schwierigkeiten bei der Bewegung und besonders bei der Atmung bereitete. Eine solche Vorbereitung der Nahrung hat auch den Vorteil, dass man mit einer kleinen Pipette die Dose genau regulieren kann.

Die Quantität der Nahrung, die ich für jedes erwachsene Tier gab, war bei den Nahrungskulturen etwa $^1/_4$—$^1/_2$ Pipette jeden Tag. Die Kulturgläser — gewöhnliche Trinkgläser von $^1/_4$ Liter Inhalt — deckte ich immer zu, um die Entwickelung von Bakterien zu verhindern.

Das Kulturwasser entnahm ich während der ersten Monate einem Aquarium im Garten des zoologischen Instituts und filtrierte es sorgfältig vor der Anwendung. Nur im Winter habe ich Brunnenwasser angewandt, ohne dabei irgendeine Störung meiner Kulturen zu bemerken.

(Fortsetzung folgt.)

Über sexuellen Dimorphismus bei Pflanzen.

Von K. Goebel.

(Fortsetzung.)

Von Monokotylen sei zunächst erwähnt das merkwürdige Verhalten der (gewöhnlich diözischen) Orchideengattung *Catasetum*, bei welcher männliche und weibliche Blüten so verschieden sind, dass man sie früher als verschiedene Gattungen beschrieb. Das gelegentliche Vorkommen von männlichen und weiblichen Blüten in einer Inflorescenz oder an einem Exemplar der sonst diözischen Pflanzen hat den wirklichen Sachverhalt klargestellt. Die seinerzeit von Darwin[53]) vertretene Annahme, dass außer männlichen und weiblichen Blüten auch noch Zwitterblüten vorkommen, hat sich

53) Ch. Darwin, Über die Einrichtungen zur Befruchtung heimischer und ausländischer Orchideen, Übers. p. 185.

nach den Untersuchungen von Rolfe[54]) nicht als zutreffend erwiesen. Darwin hebt hervor, dass die verschiedenen Blütenformen von *Catasetum* in viel höherem Grade voneinander verschieden seien, als z. B. Pfauhahn und Pfauhenne. Dabei ist noch bemerkenswert, dass die weiblichen Blüten verschiedener Arten, wie Rolfe anführt, einander sehr gleichen, während die männlichen untereinander verschieden sind. Die Verschiedenheiten sind teils primäre, d. h. auf die Sexualorgane selbst bezügliche, teils sekundäre. Dass in den weiblichen Blüten die Pollinien und die merkwürdigen „Antennen" des Rostellums, in den männlichen der Fruchtknoten und die Narbe rückgebildet sind, entspricht den auch sonst vielfach auftretenden Verschiedenheiten zwischen männlichen und weiblichen Blüten.

Fig. 10. *Catasetum barbatum*. *A* männliche Blüte (früher als Myanthus beschrieben), *B* weibliche Blüte („Monachanthus"). (Nach Botanical Register.)

Aber besonders merkwürdig sind die sekundären Verschiedenheiten. Nicht nur ist z. B. bei *Cat. barbatum* (Fig. 10) in den männlichen Blüten das Labellum nach unten gekehrt (eine Lagenveränderung um 180°, welche bei den meisten Orchideen und auch bei den weiblichen Blüten einiger *Catasetum*-Arten [vgl. Rolfe, a. a. O., p. 222] eintritt), in den weiblichen nach oben, auch das Perigon ist sehr verschieden geformt, wie das aus Fig. 10 hervorgeht.

Crüger[55]) gibt an, dass bei *Cat. tridentatum* die Pollinien in den weiblichen Blüten kleiner sind als in den männlichen und unmittelbar nach dem Öffnen der Blüten abfallen. Ihre Pollenzellen können, auf die Narbe gebracht, nur wenige und rudimentär bleibende Pollenschläuche treiben. In den Fruchtknoten der männlichen Blüten fand ich Samenanlagen ohne Integumente. Sie sind nicht entwickelungsfähig, trotzdem bewirkt eine Bestäubung der männlichen Blüten (nach Crüger) eine Vergrößerung des Fruchtknotens und ein Abwelken des Labellums etc., nach kurzer Zeit aber fällt die Blüte ab. Es scheint, dass die männlichen Blüten variabel sind. Denn die „Übergangsformen", welche Crüger (leider nur ganz kurz) erwähnt, sind, da sie steril bleiben, jedenfalls männlich.

Fragen wir uns, welche von den beiden Blütenformen der ur-

54) R. A. Rolfe, On the sexual forms of *Catasetum* etc. Journal of the Linnean society, botany vol. XXVII (1895), p. 206.

55) H. Crüger, Few notes on the fecundation of Orchids and their morphology (Linnean societys journal vol. VIII, p. 127.

sprünglichen Zwitterblüte am nächsten steht, so scheint mir dafür maßgebend der Vergleich mit der Sektion Pseudo-*Catasetum* der Gattung *Catasetum*, welche Zwitterblüten besitzt. Bei diesen gleicht die Gestalt der Blüten, namentlich des Labellums, mehr den weiblichen Blüten der diözischen Formen, die Lippe ist nach unten gekehrt, die Antennen sind nicht vorhanden. Wir werden also wohl die männlichen *Catasetum*-Blüten als die abgeleiteten, am meisten veränderten zu betrachten haben, die Antennen als — vielleicht in Korrelation zur Hemmung des Gynaeceums entstandene — Neubildungen, wie sie denn auch ontogenetisch erst spät auftreten. In den weiblichen Blüten ist nur insofern eine Änderung eingetreten, als bei manchen die Drehung, durch welche die Lippe nach unten gekehrt wird, unterblieb. Das ist hier auch offenbar ohne Schädigung der Bestäubung möglich[56]), während bei den männlichen Blüten das Ausschleudern der Pollinien wahrscheinlich besser vor sich geht, wenn das Labellum nach unten gerichtet ist.

Wie die Verschiedenheit des Perigons mit der Geschlechtsdifferenz zusammenhängt, bleibt gänzlich dunkel; es wäre von großem Interesse, wenn die von Crüger erwähnten Mittelformen näher untersucht würden. Mit der Annahme, dass bei den diözischen *Catasetum*-Arten die weiblichen Blüten die konservativeren, die männlichen die fortschrittlichen sind, stimmt auch die oben erwähnte Tatsache, dass die weiblichen Blüten bei den verschiedenen Arten sich mehr gleichen als die männlichen. Nach der hier vorgetragenen Anschauung würde also eine stärkere Hemmung in der Ausbildung des Gynaeceums in den männlichen Blüten als in der des Androeceums in den weiblichen Blüten eingetreten sein; die abweichende Ausbildung der männlichen Blüten hingegen steht nicht mit einer Steigerung der „Männlichkeit" (gegenüber den Zwitterblüten), sondern mit einer Abnahme der „Weiblichkeit" in Zusammenhang.

Immerhin wäre der Versuch erwünscht, in männlichen Blüten mechanisch eine Hemmung oder Schädigung der Staubblattbildung herbeizuführen, und dadurch — falls dies frühzeitig genug möglich ist — eine Annäherung der Blütengestaltung an die der weiblichen Blüten herbeizuführen. Aussichtsreicher würde freilich (wenn die oben entwickelte Anschauung richtig ist) der sein, die Entwickelung des Gynaeceums in den männlichen Blüten zu steigern und dadurch die Ausbildung der spezifisch-männlichen Charaktere der Blüten zu hemmen. Leider sind die *Catasetum*-Arten in der Kultur meist wenig reichliche Blüher. In den Tropen liegen natürlich die Verhältnisse wesentlich günstiger.

---

56) Die Hummeln drängen sich, durch den Geruch und das „Futtergewebe" auf dem Labellum angezogen, in dies hinein.

Catasetum dürfte das auffallendste Beispiel von Blütendimorphismus darstellen.

Zea Mais. Zunächst sei bemerkt, dass hier zwar männliche und weibliche Blüten örtlich scharf getrennt sind (von „abnormen" Vorkommnissen abgesehen), dass aber die zwitterige Anlegung der Blüten noch sehr deutlich hervortritt.

Fig. 11 zeigt z. B. ein weibliches Ährchen, in dessen Endblüte die Staubblätter (*St*), ehe sie verkümmern, weit entwickelt sind, sie weisen deutlich die Gliederung in Anthere und Filament auf.

Bekanntlich ist der männliche Blütenstand endständig an der ganzen Pflanze und rispig verzweigt. Die weiblichen Blütenstände dagegen stehen seitlich von großen Hüllblättern umgeben und sind unverzweigt. Dass sie erst angelegt werden, wenn der Vorrat der Pflanze von organischem Baumaterial ein beträchtlicherer ist als zu der Zeit, in der die männlichen Blütenstände auftreten, lässt sich auch experimentell erweisen. Die Sachlage ist also ganz ähnlich wie bei *Funaria* und den Farnprothallien,den *Begonia*-Blütenständen u. a. Schlecht ernährte Pflanzen bleiben auf dem männlichen Stadium stehen[57]).

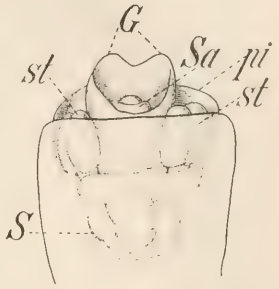


Fig. 11. *Zea Mais.* Weibliches Ährchen mit Endblüte und (viel weniger weit entwickelter) Seitenblüte *S*, *G* Griffel, *Sa* Samenanlage, *st* zwei der drei Staubblätter, *pi* palea inferior.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass die Trennung der Blütenstände beim Mais eine später aufgetretene ist. Sie leitet sich ab von Blütenständen, welche an ihrer Basis weibliche, an ihrer Spitze männliche Blüten besaßen, und diese wieder von rein zwitterigen Inflorescenzen. Bei Coix[58]) lässt sich

57) Vgl. z. B. Goebel, Einleitung in die experimentelle Morphologie (1908), p. 119. Ebenso erzeugt *Ambrosia artemisifolia* nach Meehan (Bot. Jahresber. 1880, I) bei dichtem Stand fast ausschließlich männliche Blütenköpfe, bei vereinzelter Stellung auf gutem Boden vorwiegend weibliche.

58) Im Sommer 1908 traten bei *Coix Lacrymae* im Münchener Garten in den „männlichen" Blütenständen viele Zwitterblüten auf; angelegt werden sowohl bei *Zea* als bei *Coix* alle Blüten zwitterig. Vgl. hierüber und betreffs der Inflorescenzen Goebel, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte einiger Inflorescenzen, Jahrb. f. wiss. Botanik XIV. Die männlichen und weiblichen Inflorescenzen sind bei *Coix* sehr verschieden: die weiblichen sind auf ein Ährchen mit einer Blüte reduziert, während die männlichen zahlreiche Ährchen haben. Es wurde aber a. a. O. nachgewiesen, dass gegen das Ende der Vegetationsperiode hin männliche Inflorescenzen auftreten können, welche genau so gestaltet sind wie die weiblichen, d. h. aus einem einzigen Ährchen bestehen, an welchem zwei Borsten stehen. Sie sind von besonderem Interesse deshalb, weil sie zeigen, wie durch bloße Ernährungsänderungen aus dem reich ausgestatteten Sprosssystem der männlichen Inflorescenz ein Gebilde entstehen kann, wie wir es bei der weiblichen konstant vor uns haben.

der Vorgang, der zur Bildung von rein weiblichen Inflorescenzen führt, auch ontogenetisch noch nachweisen, der ganze männliche Endteil der Inflorescenzen verkümmert. Die Frage ist nur, wie dieser Vorgang bei *Zea* sich abgespielt hat?

Man wird wohl geneigt sein, die männliche Inflorescenz von *Zea* als der ursprünglichen Form noch näher stehend zu betrachten, weil sie mit anderen Grasinflorescenzen mehr übereinstimmt als der weibliche Blütenkolben, dessen fleischige dicke Achse die Ablagerung von Baustoffen ermöglicht, welche später zur Samenbildung verwendet werden.

Harshberger[59]) z. B. meint, der weibliche Blütenkolben sei zustande gekommen durch die Vereinigung mehrerer getrennter Äste (spikes) und sucht die Annahme durch die Beobachtung zu stützen, dass gelegentlich verzweigte Maiskolben auftreten. Das erscheint indes sehr wenig wahrscheinlich. Es ist viel einfacher anzunehmen, dass im weiblichen Blütenkolben die Bildung der Seitenäste[60]) im Zusammenhang mit der starken Entwickelung der Hauptachse und der sie umgebenden Hüllblätter unterdrückt wurde. Die Ausbildung der Blütenstandsachse ermöglichte dabei die Bildung einer viel größeren Zahl weiblicher Blüten und größerer Früchte als sie bei der Urform vorhanden war.

Zea weicht von den meisten anderen Gräsern auch dadurch ab, dass die Ährchen an der Spindel nicht zwei- sondern mehrreihig stehen; dies ist auch mit den Ästen an der Basis der männlichen Inflorescenz der Fall; an ganz ärmlichen weiblichen Blütenständen fand ich aber an der Spitze auch zweizeilige Stellung. Normal aber zeichnet sich die weibliche Inflorescenz dadurch aus, dass sie schon vor dem Auftreten der Ährchen relativ dick und drehrund ist[61]).

Wir leiten also *Zea* ab von einem Grase, das zunächst zweizeilig verzweigte end- und seitenständige Inflorescenzen mit Zwitterblüten besitzt. Mit dem Dickerwerden der Inflorescenzachse trat mehrreihige Verzweigung ein. Ferner wurde die Basis der Inflorescenzen weiblich, der obere Teil männlich. Sodann erfolgte eine stärkere räumliche Trennung der Inflorescenzen als bei den übrigen Maydeen. In den seitenständigen Inflorescenzen verkümmerte der männliche Endteil, in den männlichen unterblieb im Zusammenhang mit ihrer frühzeitigen Anlegung die Bildung weiblicher Blüten an der Basis.

Ein analoger, hier aber nicht näher zu schildernder Vorgang, hat offenbar bei *Carex* stattgefunden.

59) Harshberger, On Mais (Contributions form the Pensylvania botanical laboratory I (1897), p. 77. Ähnliche Auffassung bei Hackel (Engler-Prantl, Nat. Pflanzenfam.).

60) Mit Ausnahme natürlich der zu Ährchen werdenden.

61) Vgl. Goebel, a. a. O., p. 7.

Bei *Cocos nucifera* finden sich die weiblichen Blüten an der Basis der Äste des Blütenstandes. Sie zeichnen sich schon im Knospenzustande durch eine bedeutendere Größe gegenüber den viel zahlreicheren männlichen aus. Auch das Perigon ist größer als das der letzteren, während sonst bei vielen weiblichen Blüten das Entgegengesetzte der Fall ist. Ebenso macht Drude[62]) aufmerksam auf die „enorme weibliche Blüte von *Borassus*, mit der im Vergleich dazu winzigen männlichen". Es scheint, dass diese Verschiedenheit sich namentlich bei solchen Palmen findet, bei denen die Früchte (und Samen) sich durch Größe auszeichnen. Diese bedeutende Entwickelung des Gynaeceums spricht sich dann von vornherein in der Gestaltung der weiblichen Blüten aus, von denen anzunehmen ist, dass schon ihr Vegetationspunkt massiger ist als der der männlichen Blüten. Der ursprünglichen Zwitterblüte gegenüber dürften bei den genannten Formen sowohl die weiblichen Blüten (durch Größenzunahme) als die männlichen (durch Größenabnahme) verändert sein.

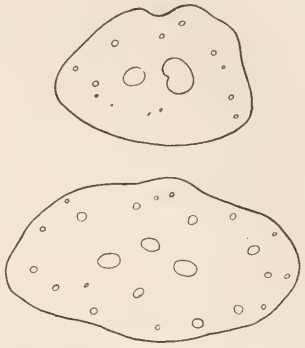


Fig. 12. *Sagittaria pugioniformis.* Oben Querschnitt durch den Stiel einer männlichen, unten durch den einer weiblichen Blüte. Das Stranggewebe (teils aus Leitbündeln, teils aus mechanischen Zellen bestehend) angedeutet.

Hier mag auch *Sagittaria pugioniformis* erwähnt werden. Die weiblichen Blüten stehen hier an der Basis der Inflorescenz. Sie blühen auf und sind befruchtungsfähig zu einer Zeit, in welcher das die männlichen Blüten bergende Ende der Inflorescenz noch geschlossene Knospen zeigt. Dass hier ein ähnliches Verhältnis wie bei *Zea* vorliegt, zeigt die Tatsache, dass die Stiele der weiblichen Blüten (Fig. 12) beinahe doppelt so breit und dicker sind als die der männlichen; letztere haben eine größere Blumenkrone als erstere.

Dikotylen. Männliche und weibliche Blüten zeigen hier entweder keine auffälligen sekundären Verschiedenheiten, oder es treten solche in der Blütenhülle, in dem Bau der Blütenstiele, der Anordnung und der Zahl der beiderlei Blüten auf.

Melandryum album[63]). Männliche und weibliche Blüten dieser diözischen Pflanze sind auffallend unterschieden durch die Kelchbildung. Der Kelch der weiblichen Blüten ist derber und bauchiger als der der männlichen, letzteren fand ich öfters rötlich gefärbt

62) Drude, *Palmae* in Engler-Prantl, Nat. Pflanzenfamilien II, 3 (1889).

63) Vgl. Strasburger, Versuche mit diözischen Pflanzen. Biol. Centralbl. 20 (1900), p. 657 ff.

(speziell über den Nerven), ersteren grünlich, doch ist dies nicht konstant.

Namentlich ist die Nervatur beider Kelche verschieden. Fig. 13 zeigt oben den Querschnitt einer weiblichen, unten den einer etwas jüngeren männlichen Blüte. Bei der weiblichen Blüte liegen zwischen den fünf Hauptnerven (welche in die fünf Spitzen der Kelchblätter gehen) je drei weitere Nerven („Kommissuralnerven"), bei der männlichen Blüte jeweils nur einer. Es kommt zwar bei männlichen Blüten in einzelnen Längsstreifen des Kelches gelegentlich eine Annäherung an die reichere Nervatur des Kelches der weiblichen Blüten vor, aber eine Übereinstimmung fand ich in den untersuchten Fällen nicht, vielmehr konnte ich männliche und weibliche Kelche stets unterscheiden[64]).

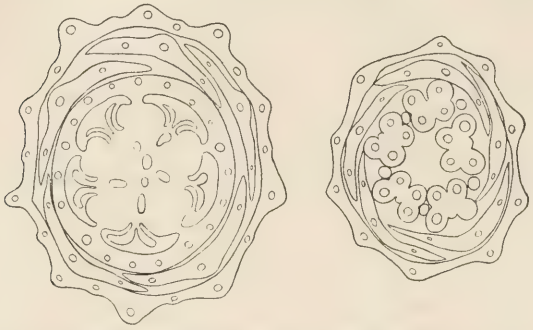


Fig. 13. *Melandryum album.* Links Querschnitt durch eine weibliche, rechts durch eine (etwas jüngere) männliche Blüte. Der Kelch ist bei beiden verschieden.

Es fragt sich, welches Verhalten man als das ursprüngliche ansehen soll, oder mit anderen Worten: hat im Kelch der männlichen Blüten eine Verminderung oder im Kelch der weiblichen Blüten eine Verstärkung der Nervatur stattgefunden? Wenn man bedenkt, dass im Kelch der männlichen Blüten noch Anzeichen einer reicheren Nervatur vorkommen, so wird man wohl die Reduktion des Kelches in den männlichen Blüten für wahrscheinlich halten dürfen[65]), also als Ausgangspunkt eine Zwitterblüte mit dem Kelch der weiblichen Blüte annehmen. Solche Zwitterblüten finden sich z. B. bei *Silene corsica*.

Man kann die Annahme, dass die Zwitterblüten von *Mel. album* eine solche Kelchgestaltung besessen haben, selbstverständlich nur als eine aus den angeführten Gründen wahrscheinliche bezeichnen,

64) An anderen Standorten ist das Verhalten des Kelches der weiblichen Blüten weniger von dem der männlichen Blüten verschieden. So fanden sich bei Ambach weibliche Blüten mit Kelchen, deren Kommissuralnerven an drei Kelchbuchten einfach waren, bei zweien waren zwei Nerven vorhanden. Ob es sich um durch den Standort bedingte oder um erbliche Verschiedenheiten handelt, vermag ich nicht zu sagen.

65) Dafür spricht auch, dass bei *Melandryum rubrum* die an fruchtenden Pflanzen zuletzt auftretenden Blüten (welche kleiner sind als die früheren) einen Kelch mit zehn Nerven haben, während er bei den früheren Blüten mehr Nerven hat, wenngleich nicht so viele wie bei *Mel. album*.

und wenn jemand die Kelchbildung der männlichen Blüten für die ursprünglichere halten will, so bleibt ihm das unbenommen. Am einfachsten wäre es, das Verhalten der Zwitterblüten von *Melandryum* selbst in Betracht zu ziehen. Wirkliche Zwitterblüten, d. h. solche, bei denen die Entwickelung der Antherenrudimente weiblicher Blüte nicht durch den Brandpilz *Ustilago violacea* veranlasst worden ist, sind aber sehr selten[66]). Mir sind keine zu Gesicht gekommen.

Jedenfalls aber ist eine Korrelation zwischen Kelch und Fruchtknotenausbildung hier vorhanden, die ja ernährungsphysiologisch unschwer verständlich ist.

Eine Betrachtung der beiden Blütenquerschnitte könnte auch auf eine Verschiedenheit in der Deckung der Blumenkrone schließen lassen; es sei deshalb bemerkt, dass die bei der abgebildeten männlichen Blüte vorhandene gedrehte Knospenlage nicht immer sich findet. In der Größe der Blumenkrone konnte ich zwischen männlichen und weiblichen Blüten keine konstanten Verschiedenheiten wahrnehmen. A. Schulz[67]) gibt an, dass die Blütenblätter der weiblichen Pflanzen kleiner seien als die der männlichen, wie dies auch sonst bei Sileneen der Fall zu sein pflegt. Vielleicht würde diese Verschiedenheit deutlicher hervortreten, wenn man nicht eine „Population" (welche vielleicht aus einer Anzahl in der Größe der Blumenkrone verschiedenen Linien besteht), sondern die (unter gleichen Verhältnissen erwachsenen) Nachkommen einer Pflanze vergleicht. Bei *Silene Otites*[68]) fand A. Schulz die männlichen Blüten (von der Ausbildung des Gynaeceums abgesehen) mit den Zwitterblüten übereinstimmend, die weiblichen mit kleineren Blumenblättern und viel dickeren Stielen versehen (deren anatomische Beschaffenheit nicht untersucht wurde).

Urticaceen. 1. *Pilea Spruceana.* Die männlichen und die weiblichen Blüten finden sich hier in monözischer Verteilung. Meist ist ein basaler Ast des Blütenstandes männlich, der Rest weiblich. Entgegen der sonst geltenden Regel sind hier die männlichen Blüten den weiblichen gegenüber bedeutend in der Minderzahl, was auch bei einigen anderen monözischen Urticaceen wiederkehrt, z. B. bei *Urtica urens* und der nachher zu schildernden *Procris.* Es mag dies damit zusammenhängen, dass die weiblichen Blüten nur eine

66) Neuerdings hat Shull (Inheritance of sex in Lychnis, Botanical gazette XL [1910], p. 110) solche beschrieben, ohne indes über die Blütengestaltung Näheres mitzuteilen, er fasst die hermaphrodite Form als „a modified male" auf.

67) A. Schulz, Beiträge zur Kenntnis der Bestäubungseinrichtungen und Geschlechtsverteilung bei den Pflanzen II, Bibl. Bot. 17 (1890), p. 182. — Die Verschiedenheit im Kelch hat Schulz nicht berücksichtigt. Gärtner hatte dagegen die männlichen Blüten „etwas kleiner und von zarterem Bau" als die weiblichen gefunden (Gärtner, Versuche und Beobachtungen [1849], p. 44).

68) A. Schulz, Beitr. I (Bibl. Bot. Heft 10, 1888), p. 8. u. 9.

Samenanlage führen, also jeweils eine geringe Pollenmenge zur Bestäubung erfordern. Außerdem sind die Antheren verhältnismäßig groß und durch die monözische Verteilung der Blüten ist zudem die Bestäubung gesicherter als bei diözischer. Wir werden auch sehen, dass bei diözischen Urticaceen meist ein anderes Zahlenverhältnis zwischen männlichen und weiblichen Blüten besteht.

Bei *Pilea Spruceana* sind die männlichen Blüten von den weiblichen unterschieden auch dadurch, dass sie viel länger gestielt sind als letztere (was natürlich die Verbreitung des Pollens erleichtert) und ein bedeutend größeres Perigon besitzen (die Länge der Perigonblätter der männlichen Blüten betrug 2—2,4 mm, die Breite durchschnittlich 1,1 mm; bei den weiblichen Blüten betrug die Länge des größeren Blütenhüllblattes 0,7—0,9 mm, die des kleineren 0,04 mm, ihre Breite 0,25 mm), das sich bei der Streckung der Filamente ausbreitet, während das kleine Perigon der weiblichen Blüten dem Fruchtknoten anliegt. Teleologisch könnte man die bedeutendere Größe des Perigons der männlichen Blüten damit zu „erklären" versuchen, dass sie durch das „Bedürfnis" die großen Staubblätter im Knospenstadium zu schützen bedingt sei. Wie bei anderen Urticaceen sind auch hier die Filamente in der Knospenlage eingebogen. Die Perigonblätter, deren Spitzen aufrecht bleiben, haben vor jedem Staubblatt einen Auswuchs. Die vier Auswüchse (welche den Axillarstipeln der Laubblätter entsprechen), bilden ein Dach über den Staubblättern. Bei den weiblichen Blüten könnte man die Kleinheit des Perigons in Beziehung bringen zu der Kleinheit des Fruchtknotens und der gedrängten Stellung der weiblichen Blüten. Jedenfalls kann man in ihnen von einer Rückbildung des Perigons sprechen. Diese macht sich auch darin geltend, dass die Perigonblätter nicht mehr in Vierzahl wie bei den männlichen Blüten, sondern (meist) in Dreizahl auftreten. Eines davon ist derber und hat auf seiner Vorderseite einen Vorsprung, welcher dem der Perigonblätter der männlichen Blüten entspricht. Es sei auf diese Perigonverschiedenheit bei diesen windblütigen Pflanzen um so mehr hingewiesen, als man analoge Erscheinungen bei Pflanzen mit gefärbter Blütenhülle als mit der Bestäubung durch Insekten im Zusammenhang stehend hat „erklären" wollen.

Procris. Diese Gattung gehört zu den Urticaceen mit ausgeprägt dorsiventralem Sprossbau: die Blätter stehen in vier Reihen, und zwar sind die auf der dem Lichte zugekehrten Seite stehenden viel kleiner als die anderen; außerdem sind die Blätter jeweils mit ungleich großen Hälften versehen.

Der sexuelle Dimorphismus ist hier ein besonders interessanter. Einmal nämlich sind männliche und weibliche Inflorescenzen in ihrer Gestalt sehr verschieden, auch die Blüten in diesen Inflorescenzen

sehen reht verschieden aus, sodann haben die beiderlei Inflorescenzen eine verschiedene Stellung.

Wie Fig. 14 u. 15 zeigen, stehen nämlich die männlichen Inflorescenzen in den Achseln der kleinen, die weiblichen dagegen in den Achseln der großen Blätter. Nun kann es keinem Zweifel unterliegen, dass die verschiedene Blattgröße bedingt ist durch Ernährungsdifferenzen. Die kleineren stehen auf der schlechter, die größeren auf der besser ernährten Sprossseite. Demzufolge stehen also auch die männlichen Inflorescenzen an Stellen, wo sie weniger gut ernährt sind als die weiblichen[69]). Bei diesen wird außerdem die Assimilationstätigkeit des großen Blattes, in dessen Achsel sie stehen, den heranreifenden Früchten zugute kommen können. Außerdem unterscheiden sich die männlichen Blütenstände von den weiblichen noch dadurch, dass sie viel weniger aber ziemlich langgestielte Blüten haben, dass diese Blüten eine lockere cymöse Inflorescenz bilden, während die weiblichen Blüten einer fleischig verdickten Inflorescenzachse dicht gedrängt aufsitzen, und durch die verschiedene Ausbildung der Blütenhülle. Namentlich ist auch auffallend, dass die weiblichen Blütenknäuel alle nach der Schatten-

Fig. 14. *Procris laevigata* mit männlichen Inflorescenzen (von oben). Diese stehen in den Achseln der kleinen Blätter und sind locker verzweigt.

69) Andere anisophylle Pflanzen zeigen vielfach, dass nur die größeren Blätter noch Achselsprosse hervorbringen. So z. B. stehen bei *Columnea purpurea* die Blüten nur in der Achsel der größeren Blätter.

seite hin gewendet sind, also von den männlichen Blütenständen abgewendet. Es ist dies eine Erscheinung, welche mir biologisch bis jetzt nicht recht verständlich ist (wenn man sie nicht etwa als eine Einrichtung zur Fremdbestäubung betrachten will). Es ist ja doch anzunehmen, dass *Procris* wie andere Urticaceen windblütig ist; man sollte also denken, dass eine nach oben gerichtete Lage der weiblichen Blütenknäuel bessere Aussicht auf Bestäubung bieten würde. Nun wachsen die *Procris*-Arten (wie ich mich von Java her erinnere), meist als Epiphyten; es ist also wohl möglich, dass auch von unten her kommende Luftströme ihnen Pollen zuführen. Auch von oben kann dieser übrigens auf sie gelangen, da oberhalb der Blütenknäuel an dem asymmetrischen Deckblatte sozusagen ein Stück der Blattspreite fehlt und Sprossachse wie Blattstiel glatt sind. Jedenfalls bieten die weiblichen Inflorescenzen durch die zahlreichen Narbenhaare, welche sie wollig erscheinen lassen, einen vortrefflichen Auffangeapparat für die Pollenkörner dar. Selbstbestäubung dürfte durch diese verschiedene Stellung männlicher und weiblicher Inflorescenzen immerhin erschwert werden.

Fig. 15. *Procris laevigata* mit weibl. Inflorescenzen (v. unten). Diese stehen in den Achseln der großen Blätter, die Blüten sind sitzend und bedecken dicht die fleischige Inflorescenz.

Trotz ihres verschiedenen Aussehens stimmen männliche und weibliche Inflorescenzen in ihrer Entwickelung überein. Die starke Anschwellung der weiblichen Inflorescenzachse erlaubt (wie bei den Kompositen) die vorläufige Ablagerung von Reservestoffen für die

Samenbildung. Die fleischige (wenn man will eigentlich sympodiale) Inflorescenzachse schwillt außerdem nach der Befruchtung zu einem fadsüßlich (einigermaßen wie eine Maulbeere) schmeckenden Körper an, auf welchem die zahlreichen kleinen Nüsschen sitzen, deren Perigon gleichfalls etwas angeschwollen ist. Es ist wohl nicht zweifelhaft, dass diese Blütenkuchen von Tieren gefressen und so die Früchte verbreitet werden. Man könnte diese Fruchtstände mit denen der Feigen vergleichen, nur dass bei diesen die weiblichen Blüten in einem konkav vertieften, bei *Procris* auf einem konvex gewölbten, fleischig gewordenen Achsengebilde sitzen.

Für die auffallende Minderzahl der männlichen Blüten gelten natürlich dieselben Erwägungen wie bei *Pilea*.

Was die Umhüllung der Blüten anbetrifft, so haben die männlichen ein fünfteiliges, unten glockenförmig verwachsenes Perigon. Das der weiblichen Blüten ist viel kleiner, unscheinbarer, und besteht aus nicht verwachsenen Blättern. Ich traf deren teils 5, teils 4, teils 3 an. Es dürfte die Reduktion des Perigons mit der dichten Stellung der weiblichen Blüten im Zusammenhang stehen. Die männlichen Blüten sind, was die Zahlenverhältnisse anbelangt, offenbar dem ursprünglichen Zustand der Blüten näher.

Dies gilt auch von anderen Urticaceen, die aber nicht im einzelnen besprochen werden sollen. Erwähnt sei nur, dass bei *Cannabis* die männlichen Blüten ein fünfzähliges Perigon haben, während bei den weiblichen bei einigen Formen[70]) (so bei der als *C. gigantea* und *C. himalayana* bezeichneten) zwar noch zwei Perigonblätter angelegt werden, aber nur eine kümmerliche Ausbildung erfahren. Bei *C. sativa* fand Zinger, dass auch von diesen beiden Blattanlagen eine in der Entwickelung ganz zurückblieb, ja dass die Entwickelung des Perigons sogar bis auf kaum wahrnehmbare Reste gehemmt werden kann. Offenbar steht diese Hemmung hier in Beziehung zu der Umhüllung der weiblichen Blüten durch ihr stark entwickeltes Deckblatt, eine Erscheinung, welche — mutatis mutandis — auch sonst wahrnehmbar ist. So haben die männlichen Blüten von *Casuarina* eine Blütenhülle, die weiblichen nicht; bei ihnen wachsen aber die Vorblätter nach der Befruchtung noch stark heran. Ähnlich ist es bei *Batis*, bei welcher die weiblichen Blüten in Höhlungen des Blütenstandes eingeschlossen sind.

Bei *Cannabis* und *Humulus* sind die männlichen Blütenstände sehr viel reichblütiger als die weiblichen, und das dürfte auch für andere diözische Urticaceen, wenngleich in geringerem Grade, gelten. Die bei *Procris* angeführte Verschiedenheit der männlichen und weiblichen Inflorescenzen, welche darin besteht, dass

70) Vgl. Zinger, Beiträge zur Kenntnis der weiblichen Blüten und Inflorescenzen bei Cannabineen, Flora, 85 (1898), p. 207.

erstere durch Streckung der Achsen und der Blütenstiele viel lockerer sind als letztere, tritt auch bei anderen Urticaceenformen, z. B. *U. pilulifera*, auffallend hervor. Das sind verhältnismäßig kleine Verschiedenheiten, die sich leicht biologisch ausdeuten lassen.

Fig. 16.

Fig. 17.

Fig 16 männliche, Fig. 17 weibliche Inflorescenz von *Mercurialis perennis*. Je 2mal vergr.

Aber auch in den Fällen, in welchen männliche und weibliche Blütenstände äußerlich sehr verschieden sind, hat sich doch die Übereinstimmung im Aufbau ergeben[71]). Betreffs der anatomischen Verschiedenheiten möchte ich auf die Untersuchungen von Grevillius[72]) verweisen. Erwähnt sei nur, dass ich bei *Urtica dioica* in den untersuchten Fällen die weiblichen Inflorescenzachsen ursprünglich schwächlicher gebaut fand als die männlichen, welche zahlreichere, größere und schwerere Blüten zu tragen haben. Postfloral tritt aber in den Leitbündeln der weiblichen Blütenstandsachsen ein sekundäres Dickenwachstum ein, welches namentlich auch mechanisches Gewebe liefert. Auch die mechanischen Zellen des Grundgewebes werden verstärkt, wie denn auch sonst eine mechanisch stärkere Ausbildung von weiblichen Inflorescenz- resp. Blütenachsen vielfach wahrnehmbar ist. Sie wird ermöglicht durch den infolge der Befruchtung eintretenden Zustrom von Baumaterialien. Dass dabei nicht etwa die durch das Schwererwerden der heranreifenden Blüten eintretende stärkere Belastung als Reiz wirkt — wie teilweise angenommen wurde — ist zweifellos[73]).

Euphorbiaceen. *Mercurialis perennis*, eine diözische Pflanze, sei hier erwähnt, weil, wie die Abbildungen Fig. 16 u. 17 zeigen, hier besonders deutlich die Tatsache hervortritt, dass die weiblichen Inflorescenzen viel ärmer an Blüten sind als die männlichen; oft ist bei ersteren sogar nur eine Blüte vorhanden, während bei den männlichen Blütenständen die Zahl wohl selten unter 12 heruntergeht. Erhebliche Unterschiede im anatomischen Bau der

71) Vgl. Golenkin, Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Inflorescenzen der Urticaceen und Moraceen (Flora 18 (1894), p. 97.

72) Grevillius, Anatomiska studier ofver de florola axlarna hos diklina fanerogamer (Bihang till K. Svenska Vet. Akad. Handlingar, Bd. 16, Afd. III, Nr. 2, Stockholm 1890.

73) Vgl. z. B. Flaskämper, Unters. über die Abhängigkeit der Gefäß- und Sklerenchymbildung von äußeren Faktoren etc. Flora 101 (1910), p. 181.

männlichen und weiblichen Inflorescenzachsen (wobei letztere, wie das bei *Begonia* u. a. der Fall ist, die besser ausgestatteten wären) konnte ich nicht feststellen, im Gegenteil, es scheinen die Leitbündel in den männlichen stärker entwickelt, was mit der größeren Zahl der Blüten zusammenhängen mag[74]). Übrigens ist ja klar, dass die weiblichen Blüten schon durch ihre geringe Zahl in verhältnismäßig günstige Ernährungsbedingungen gelangen.

Weibliche Pflanzen zeichnen sich oft durch besonders dunkelgrüne Färbung und große Blätter aus. Ob das (unter sonst gleichen Wachstumsbedingungen) immer der Fall ist, bleibt näher zu untersuchen. Noch sei erwähnt, dass die nach F. E. Weiss[75]) als Nektarien funktionierenden zwei Staminodien der weiblichen Blüten gelegentlich Antheren tragen, also auch hier wie in so vielen anderen Fällen die Geschlechtertrennung in den Blüten keine ganz konstante ist.

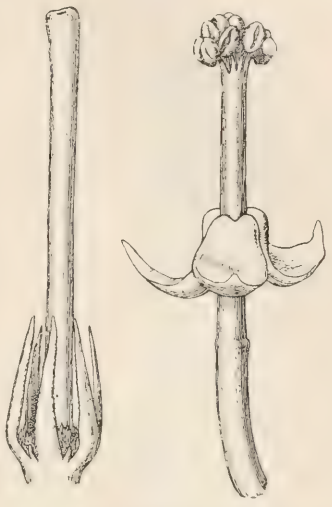


Fig. 18. *Dalechampia Roezliana.* Links weibliche, rechts männliche Blüte. Je 5fach vergr.

Dalechampia Roezliana. Diese merkwürdige Euphorbiacee hat männliche und weibliche Blüten in demselben Blütenstande vereinigt. Die weiblichen Blüten sind sitzend, die männlichen gestielt, wobei hier wie bei anderen Euphorbiaceen (und Urticaceen) die Gliederung des Blütenstieles zu beachten ist, welche die spätere Abbruchstelle schon frühzeitig erkennen lässt. Der Gegensatz zwischen den männlichen kurzlebigen, nach der Pollenreife abfallenden und den langlebigen weiblichen Blüten tritt also schon früh hervor. Die Blütenhülle ist bei den männlichen Blüten bedeutend größer als bei den weiblichen. Ich fand sie aus 3—4 Blättchen bestehend, die der weiblichen aus 5—6[76]). Vermutlich ist die ursprüngliche Zahl 5, eine Verminderung kann durch Verwachsung bedingt werden, die 6-Zahl in den weiblichen Blüten dürfte mit der Dreikantigkeit des Fruchtknotens in Beziehung stehen.

---

74) Auf die Veränderungen im Bau der weiblichen Inflorescenzachsen während der Fruchtreife soll nicht näher eingegangen werden, es sei nur erwähnt, dass die Leitbündel sich noch weiter entwickeln (vgl. Grevillius, a. a. O., p. 52).

75) F. E. Weiss, Die Blütenbiologie von *Mercurialis* (Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. Bd. XXIV (1906), p. 501.

76) In den „Natürl. Pflanzenfamilien" III, V, p. 67, gibt Pax für die männlichen Blüten 4—6, für die weiblichen 5—12 Kelchblätter an.

Bei *Hevea*[77]) sind an den rispenförmigen Blütenständen die Endblüten weiblich, die Seitenblüten (mit kürzerem, gegliedertem Blütenstiel) männlich — und Ähnliches wiederholt sich auch in den sonderbaren „Cyathien" der Gattung *Euphorbia* selbst, welche hier aber nicht näher erörtert werden sollen.

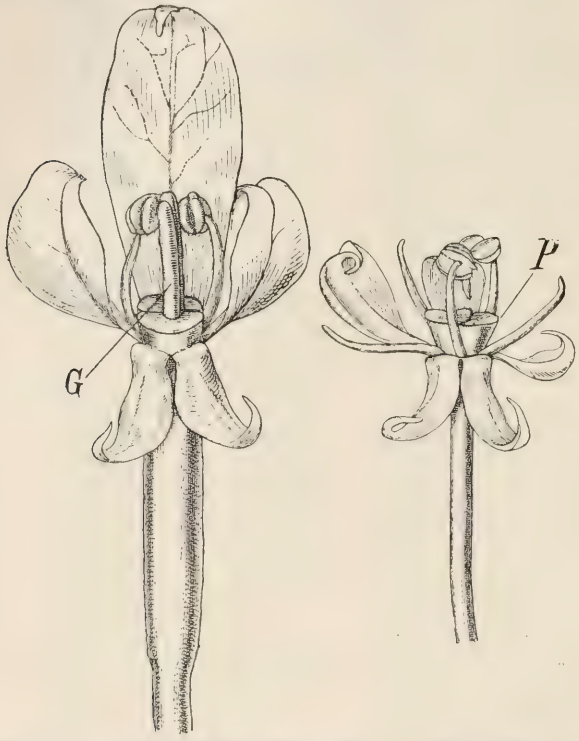


Fig. 19. *Scandix grandiflora*. Rechts Zwitterblüte (an der nur noch 2 Staubblätter erhalten sind). *G* Griffel, darunter das Griffelpolster. Links männliche Blüte (gegen die weibliche um 90° gedreht), an dem Griffelpolster *P* scheinbar keine Griffel vorhanden. Je 10fach vergr

Umbelliferen[78]). Eine vollständige Trennung der Geschlechter ist hier verhältnismäßig selten; dagegen finden sich männliche Blüten neben Zwitterblüten bei sehr vielen. Untersucht wurden *Scandix grandiflora* (in Dalmatien), *Myrrhis odorata* (im Münchener Botan. Garten), *Astrantia major*. Die zwei erstgenannten bilden scheinbar männliche und weibliche Blüten, in Wirklichkeit Zwitterblüten und männliche Blüten aus (Fig. 19). Doch fallen in den Zwitterblüten die (übrigens normal entwickelten) Staubblätter frühzeitig ab, so dass die Blüten dann weiblich erscheinen. Bei *Scandix* scheinen in den Zwitterblüten nicht immer alle fünf Staubblätter zur Ausbildung zu gelangen, so dass die Blüten vielleicht dazu hinneigen, weiblich zu werden.

Zwischen den beiden Blütenformen bestehen erhebliche Verschiedenheiten. Die Zwitterblüten haben viel größere Blütenkronen als die männlichen, ferner derbere (und auch anatomisch anders

77) Vgl. Lecomte, Sur le dimorphisme des fleurs chez les *Hevea*. Bull. de la société botanique de France, t. 57 (1910), p. 134.

78) Vgl. W. Burck, On plants which in the natural state have the character of eversporting varieties in the sense of the mutation theory (Kon. Ak. van Wetensch. te Amsterdam May 25, 1906). Daselbst weitere Literatur.

gebaute) Stiele als die männlichen. In den letzteren sind die beiden langen Griffel der Zwitterblüten scheinbar ganz verschwunden, was um so auffallender wäre, als die als Nektarien dienenden Griffelpolster (*P* Fig. 19) — welche basale Anschwellungen der Griffel darstellen —, auch in den männlichen Blüten stark entwickelt sind[79]). In Wirklichkeit sind aber auch die Griffel vorhanden, nur bleiben sie sehr klein[80]) und sind, da sie auf der Innenseite des Griffelpolsters stehen, äußerlich nicht sichtbar. Auch die Fruchtknotenhöhle wird angelegt, bleibt aber bald stehen. Auffallend ist jedenfalls, dass die Hemmung der Fruchtknotenentwickelung die Griffelpolster nicht trifft, also gerade den Teil des Gynaeceums, welcher als Nektarium auch für die männlichen Blüten von Wichtigkeit ist.

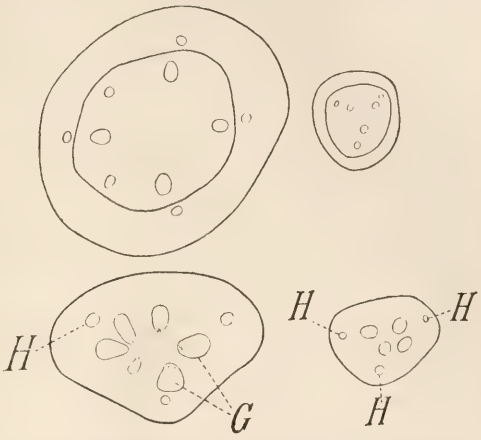


Fig. 20. Querschnitt durch die Stiele von Zwitterblüten (links) und männliche Blüten (rechts), oben von *Scandix grandiflora* (außer den Leitbündeln sind noch 3 Harzgänge vorhanden), unten von *Myrrhis odorata*. *G* Leitbündel, *H* Harzgänge.

Was den Blütenstiel anbetrifft, so ist er bei den männlichen Blüten bedeutend kleiner und schmächtiger als bei den weiblichen und zeigt nur drei kümmerlich ausgebildete Leitbündel, während der der weiblichen Blüten sechs aufweist (Fig. 20, oben). Andere Verschiedenheiten seien hier nicht erwähnt, da sie für unsere Fragestellung nicht von größerer Bedeutung sind.

Dagegen ist der Stellungsverhältnisse zu gedenken. Die Zwitterblüten finden sich an den zuerst auftretenden, am kräftigsten ausgebildeten Dolden[81]), namentlich auch als deren Randblüten. Indes kann die Verschiedenheit zwischen Zwitterblüten und männlichen nicht etwa auf die zurückgeführt werden, welche zwischen den (mit größerer einseitig geförderter Blumenkrone versehenen) Randblüten und den inneren Blüten bei manchen Doldenpflanzen besteht. Denn

79) Sie sind etwas kleiner und flacher als die in den Zwitterblüten, hier haben die Griffelpolster einen etwas wulstig verdickten Rand, was an die unten zu erwähnende Eigentümlichkeit bei *Ferula* erinnert.

80) Wenn A. Schulz (Beitr. I, p. 61) von *Scandix Pecten veneris* angibt, die männlichen Blüten hätten „keine Spur von Griffel und Fruchtknoten", so hat er erstere sicher nur übersehen.

81) Diese haben nicht nur einen kräftigeren Stiel, sondern auch größere Hüllblätter als die männlichen Dolden.

die Verschiedenheit ist bei *Myrrhis* vorhanden, auch wenn eine Zwitterblüte und eine männliche auf gleicher Höhe nebeneinander stehen und in den oberen, rein männlichen Dolden sind die Randblüten nicht größer als die männlichen Blüten, welche in der Mitte einer Dolde mit zwitterigen Randblüten stehen.

Von anderen Umbelliferen mit getrenntgeschlechtigen Blüten sei zunächst auf die *Ferula*-Arten hingewiesen, die selbst zu untersuchen ich nicht in der Lage war. Nach den Angaben von Berg und Schmidt[82]) sind die weiblichen Dolden, z. B. von *Ferula rubricaulis*, endständig, umgeben von den männlichen. Die männlichen Blüten haben ein bedeutend kleineres Perigon als die weiblichen, (1,5 : 2,0—2,5 mm) Länge. Es ist klar, dass die „weiblichen" Blüten den Zwitterblüten von *Myrrhis* und *Scandix* entsprechen. Sonderbar ist die Verschiedenheit in der Gestaltung des Griffelpolsters: es ist bei den weiblichen Blüten schüsselförmig vertieft und am Rande gezähnelt, bei den männlichen flach kegelförmig, am Rande gewellt. Vermutlich ist letztere Form eine Hemmungsbildung verglichen mit der ersteren.

Astrantia major. Es finden sich bei dieser Pflanze Zwitterblüten und männliche, vielfach auch Übergangsformen zwischen beiden, d. h. Blüten, bei welchen der unterständige Fruchtknoten, welcher den männlichen fehlt, in geringerer Ausbildung als bei den Zwitterblüten vorhanden ist.

Von Interesse ist die Verteilung der beiderlei Blütenformen. Dolden, welche nur Zwitterblüten enthielten, traf ich nicht an, stets waren wenigstens einige männliche vorhanden. Aber ihre Zahl ist eine wechselnde und offenbar von Ernährungsverhältnissen abhängige[83]). Die bestgenährten haben am wenigsten, die schlechtest ernährten Dolden am meisten männliche Blüten. Ein Beispiel diene zur Erläuterung.

Die Enddolde der ganzen Pflanze hat der Hauptsache nach Zwitterblüten. Am Rande und im Zentrum der Dolde aber auch männliche. Diese haben längere und etwas dünnere Stiele als die Zwitterblüten, es wird gewissermaßen das bei letzteren auf den (unterständigen) Fruchtknoten fallende Stück zum Stiel geschlagen.

Dass die Seitendolden erster Ordnung weniger gut ernährt sind als die Hauptdolde, spricht sich schon in ihrem dünneren und schwächer gebauten Stiele aus, auch darin, dass sie eine kleinere Hülle haben als die Enddolden. Die Zahl der Zwitterblüten ist

82) Atlas der offizinellen Pflanzen. 2. Aufl. Bearbeitet von A. Meyer und K. Schumann.

83) H. Müller (Alpenblumen und ihre Befruchtung etc., p. 542) sagt von *A. minor*: „Je schwächlicher die Pflänzchen sind, um so geringer ist die Zahl der zweigeschlechtigen Blüten, die schwächlichsten Exemplare produzieren ausschließlich männliche."

hier eine bedeutend geringere, die der männlichen Blüten eine größere als in der Enddolde; bei einer an der Basis der Pflanze stehenden Seitendolde 1. Ordnung war nur eine Zwitterblüte (nebst verschiedenen Zwischenformen) außer den männlichen vorhanden. Die Seitendolden 2. Ordnung endlich pflegen rein männlich zu sein. Bei kräftigen Pflanzen aber können auch sie noch Zwitterblüten führen.

Kelch und Blumenkrone der männlichen Blüten sind nicht größer, sondern eher kleiner als bei den Zwitterblüten. Erstere sind zweifellos aus letzteren durch Reduktion entstanden. Dass diese mit den Ernährungsverhältnissen im Zusammenhang steht, zeigt die soeben erwähnte Verteilung. Für die Annahme, dass auch innerhalb der Dolden einerseits die Peripherie, andererseits das Zentrum die Stellen sind, welche für die Ausbildung der Blüten weniger günstige Ernährungsverhältnisse darbieten als ein mittlerer Gürtel der Dolde, spricht die Beobachtung, dass in einer männlichen Dolde die peripherischen Blüten ganz verkümmerten (sie waren nur als kleine Stiele mit einer verkümmerten Knospe wahrnehmbar). Eine solche Verkümmerung geht am leichtesten bei den weniger widerstandsfähigen Teilen vor sich.

Die genannten Umbelliferen stimmen also alle darin überein, dass die männlichen Blüten den Zwitterblüten gegenüber als unterernährt erscheinen. Dies tritt sehr deutlich auch an den prachtvollen Blütenständen von *Heracleum Mantegazzianum* hervor (die Pflanze erreichte in diesem Sommer in meinem Garten eine Höhe von über 3 m). Die letzten Dolden sind auch hier männlich; die wenigen daran befindlichen Zwitterblüten setzten keinen Samen an, obwohl sie gut entwickelte Griffel hatten, was dadurch bedingt sein dürfte, dass alle Assimilate zur Reifung der Früchte in den ersten Dolden verwendet werden. Ähnlich, nur weniger auffallend, ist die Blütenausbildung auch bei unseren einheimischen *Heracleum Sphondylium*[84]), bei *Angelica silvestris* u. a. Wie die letzten Mikrosporangien von *Azolla* werden diese am Ende der Blütezeit auftretenden männlichen Blüten vielfach ganz nutzlos sein. — Burck (a. a. O. p. 809) fand (entsprechend der Beobachtung von H. Müller), dass bei *Anthriscus silvestris* und *Chaerophyllum temulum* auf gutem Boden die Zahl der Zwitterblüten bedeutend größer war als auf schlechtem.

Es liegen die Verhältnisse also ganz ähnlich wie bei den Pflanzen mit kleistogamen Blüten[85]). Letztere entsprechen in den Bedingungen

84) Diese Pflanze scheint sich in verschiedenen Gegenden verschieden zu verhalten. Schulz (Beitr. II, p. 90) führt sie unter denen an, die neben hermaphroditischen Blüten keine eingeschlechtigen haben.

85) Vgl. Goebel, Die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorien, Biol. Centralbl. Bd. XXIV. — Betreffs anderer Fälle s. Düsing, Die Regulierung des Geschlechtsverhältnisses. Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch. 17 (1884), p. 803 ff.

ihres Auftretens den männlichen Blüten der Umbelliferen, und ganz analog verhalten sich die weiblichen Blüten der von Correns untersuchten gynodiözischen Pflanzen. Wenn A. Schulz[86]) sagt, dass kräftige Ernährung bei manchen Umbelliferen das Entstehen männlicher Blüten begünstige, so ist dazu zu bemerken, dass eine kräftige Ernährung der Vegetationsorgane nicht zusammenzufallen braucht mit der der einzelnen Blüten, wofür z. B. die *Viola*-Arten[87]) mit kleistogamen Blüten einen Parallelfall darbieten. Wenn also auch z. B. ein größeres und vieldoldigeres Exemplar von *Peucedanum Cervaria* weniger Zwitterblüten hervorbringen kann als ein kleineres, so beweist das nichts gegen die oben dargelegte auch von Burck vertretene Auffassung.

Begonia. Herkunft und Verwandtschaft der in vielen Beziehungen merkwürdigen Familie der Begoniaceen sind dunkel. Es ist deshalb auch nicht möglich, mit einiger Sicherheit die Gestaltungsverhältnisse der Blüten von anderwärts bekannten abzuleiten. Immerhin nähert sich noch am meisten dem gewöhnlichen Dikotylentypus, bei welchem eine doppelte Blütenhülle vorhanden ist, die Gattung *Hillebrandia*[88]), welche auf den Sandwichsinseln vorkommt. Wie bei allen Begoniaceen sind auch hier die Blüten getrenntgeschlechtig. Aber männliche und weibliche Blüten stimmen in der Ausbildung ihrer Blütenhülle der Hauptsache nach überein, während sie sonst meist auffallende Verschiedenheiten aufweisen. Bei beiden sind nämlich fünf weiße oder blassrote Kelchblätter und fünf sehr schmale Blumenblätter vorhanden, welche in den männlichen Blüten teilweise durch Staubblätter ersetzt sein können. Die weiblichen Blüten können (der Gattung *Begonia* gegenüber) als primitive angesehen werden auch deshalb, weil der Fruchtknoten, wie es scheint, nur halb unterständig ist, während er bei *Begonia* selbst unterständig ist.

Sehen wir uns bei *Begonia* zunächst die Stellung der männlichen und weiblichen Blüten in den Blütenständen an, so kann hier auf Einzelheiten von nur morphologischem Interesse natürlich nicht eingegangen werden[89]). Von Interesse sind für die hier erörterten Fragen nur drei Tatsachen.

1. Die Blütenstände (welche zu den „cymösen" gehören) beginnen mit männlichen Blüten, welche die relativen Hauptachsen abschließen.

86) A. Schulz, Beitr. II, p. 47.

87) Vgl. Goebel, Chasmogame und kleistogame Blüten bei *Viola*, Flora 95 (1905), p. 234 und „Einleitung in die experimentelle Morphologie (1908), p. 134.

88) Abbildung in Gardener's Chronicle. Dez. 12. 1908.

89) Vgl. diesbezüglich z. B. Fr. Benecke, Beitrag zur Kenntnis der Begoniaceen. (Engler, Botan. Jahrbücher III [1882].)

2. Unter den weiblichen Blüten geht gewöhnlich die Verzweigung des Blütenstandes nicht weiter (vgl. das Schema Fig. 21). Dieser Satz ist zwar kein ausnahmsloser[90]), stellt aber wohl bei weitem das häufigste Vorkommen dar; d. h. also, wenn einmal eine weibliche Blüte gebildet ist, so findet von ihr aus keine weitere, ja stets mit Verbrauch von Baumaterialien verbundene Bildung seitlicher Organe statt, es können den heranreifenden Früchten also mehr Baumaterialien zufließen als wenn die Verzweigung weiter gehen würde.

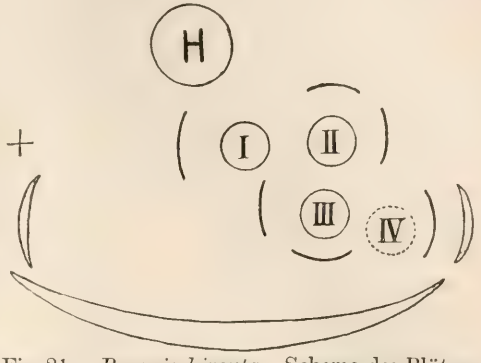


Fig. 21. *Begonia hirsuta.* Schema des Blütenstandes im Querschnitt. Die Hauptachse (*H*), an welcher die Inflorescenz steht, ist dorsiventral, sie hat eine Plus (+) und eine Minusseite. Nach ersterer hin stehen die größeren Blatthälften der unsymetrischen Blätter und die größeren Nebenblätter. Die Inflorescenz steht nach der Minusseite hin. Sie bringt nach drei männlichen Blüten eine weibliche (punktiert) *IV* hervor.

3. Die Stiele der weiblichen Blüten, welche ja selbstverständlich nach dem Verblühen (falls Befruchtung eingetreten ist) an der Inflorescenzachse sitzen bleiben, während die männlichen Blüten abgeworfen werden[91]), haben einen anderen Bau als die der männlichen Blüten — wenigstens bei den Arten, welche ich aufs Geratewohl herausgriff und untersuchte[92]).

Für *Begonia Engleri* z. B. zeigt Fig. 22 a den Querschnitt eines männlichen, b den eines weiblichen Blütenstiels bei derselben Vergrößerung. Es tritt ohne weiteres die größere Leistungsfähigkeit des letzteren hervor. Er enthält einen deutlichen, wenn auch abgeplatteten Zentralzylinder mit neun Leitbündeln; er ist ferner bedeutend massiger als der männliche Blütenstiel, der nur vier Leitbündel hat, keinen deutlich abgegrenzten Zentralzylinder besitzt und

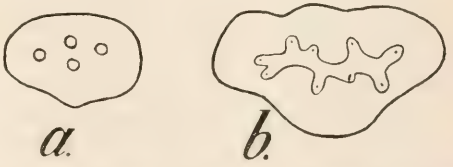


Fig. 22. *Begonia Engleri.* Querschnitte des Blütenstiels, *a* von einer männlichen, *b* von einer weiblichen Blüte.

90) Wenn in den Achseln der Vorblätter weiblicher Blüten weitere Blüten auftreten, sind sie weiblich. Wir können also selbst dann sagen, dass die Inflorescenzen resp. Inflorescenzäste erst männlich, dann weiblich sind.

91) Es ist eine besondere Ablösungszone vorhanden.

92) Vgl. auch Grevillius a. a. O. p. 59 ff.

kein Anthocyan, welches dem weiblichen Blütenstiel eine rote Färbung verleiht. Dass diese Differenz „zweckmäßig“ ist, ist klar, hat doch der weibliche Blütenstiel der heranreifenden Frucht die nötigen Baumaterialen zuzuführen, während die männliche Blüte nur den Blütenstaub hervorbringt und dann abgeworfen wird. Offenbar sind auch hier, wie bei den oben erwähnten Fällen, für die Ausbildung der weiblichen Blüten größere Mengen von Baumaterialien notwendig als für die männlichen, was sich dann auch im Bau der Blütenstiele ausspricht[93]).

Es erscheint wahrscheinlich, dass die weiblichen Blütenstiele in ihrem Bau dem der ursprünglichen Zwitterblüten näher stehen als die männlichen, die sich dann analog wie bei den oben besprochenen Umbelliferen als eine „Minusvariante“ betrachten ließen.

Fig. 23. *Begonia rhizocarpa* (verkleinert), (der kriechende Stamm nicht sichtbar). ♀ weibliche, ♂ männliche Inflorescenz.

Bei einigen *Begonia*-Arten, die unten zu erwähnen sein werden (*B. rhizocarpa* [Fig. 23] und *B. attenuata*) ist eine Trennung der männlichen und weiblichen Blüten eingetreten. Die männlichen Blütenstände sind mehrblütig und langgestielt, die weiblichen einblütig, fast sitzend[94]). Hier tritt das oben erwähnte Prinzip besonders deutlich hervor, dass mit der Bildung der weiblichen Blüte das weitere Wachstum der Inflorescenzäste abgeschlossen ist[95]). Ebenso ist klar, dass die Zahl der männlichen Blüten die der weiblichen erheblich übertrifft.

Die männlichen Blütenstände sind nicht nur viel zahlreicher, sondern auch reichblütiger; ich zählte in ihnen bis zu 12 Blüten, oft sind diese aber weniger zahlreich. Beide Blütenstände stehen an den kriechenden Rhizomen, offenbar in derselben Stellung. Die männlichen stehen, wie die Achselsprosse vieler dorsiventraler Sprosse unterhalb der Mediane ihres Deckblattes; ob dies bei den weiblichen auch zutrifft, konnte nicht festgestellt werden, da ich die seltene Pflanze der Untersuchung nicht opfern wollte. Der Fruchtknoten der weiblichen Blüte ist im Verhältnis zu ihrer sonstigen Gestaltung

93) Bei einer gelbblühenden Knollenbegonia waren die Stiele der großen männlichen Blüten dicker als die der weiblichen, auch ihr Leitbündelsystem stand hinter dem der letzteren nicht zurück. Doch dürfte dies ein Ausnahmefall sein.

94) Auf der Abbildung, welche eine im Moose steckende Pflanze darstellt, ist der kurze Stiel der weiblichen Blüte nicht sichtbar.

95) Ob die einzige weibliche Blüte hier den Abschluss eines Achselsprosses 1. Ordnung bildet, konnte wegen Mangel an Material nicht untersucht werden, indes ist dies wahrscheinlich.

groß. Er hat oben einen Griffel entwickelt, der die Narben emporhebt und so trotz der „sitzenden“ Stellung der weiblichen Blüte die Bestäubung erleichtert. Diese dürfte durch Insekten vor sich gehen, die Blüten besitzen, von ihrem Schauapparat abgesehen, auch einen deutlich wahrnehmbaren Geruch.

Auch bei anderen Begonien dürfte die Zahl der weiblichen Blüten hinter der der männlichen zurückbleiben, wenngleich nicht in so hohem Grade wie bei *B. rhizocarpa*. So zeigt z. B. Fig. 21 eine Inflorescenz von *B. hirsuta*, in welcher auf drei männliche Blüten eine weibliche kommt.

Männliche und weibliche Blüten von *Begonia* unterscheiden sich namentlich auch durch ihre Blütenhülle.

Der — wenigstens bei den von mir untersuchten lebenden Pflanzen — gewöhnlichste Fall ist der, dass die männlichen Blüten eine weiß oder rot (seltener gelb) gefärbte einfache, aus vier Blättern bestehende Blütenhülle haben, die weibliche eine aus fünf Blättern bestehende. Vielfach, z. B. bei den Knollenbegonien, tritt dabei hervor, dass die männlichen Blüten durch ihre größere Blütenhülle viel mehr in die Augen fallen als die weiblichen, eine Erscheinung, welche ja auch sonst wiederkehrt. Indes ist sie auch bei *Begonia* keine ganz allgemeine. Bei *B. heracleifolia* z. B. sind die Hüllblätter der männlichen Blüten zwar länger, aber schmäler als die der weiblichen.

Welche Gestaltung der Blüten ist nun die ursprünglichere, die der männlichen oder die der weiblichen? Meiner Ansicht nach die der letzteren. Sie zeigen die größte Annäherung an die von uns als verhältnismäßig primitiv betrachtete *Hillebrandia*. Es sind bei *Begonia* offenbar die inneren Blätter der Blütenhülle nicht zur Ausbildung gekommen, sondern nur die äußeren, dem Kelch anderer Pflanzen entsprechenden.

Das braucht nicht auf eine Verkümmerung zurückgeführt zu werden, da die Begoniaceen ja auch „typisch“ apetal sein könnten. *Hillebrandia* hätte dann eine Anzahl der Staubblätter zu Blumenblättern entwickelt, wie das etwa bei manchen Ranunculaceen vorkommt. Es ist auch nicht notwendig anzunehmen, dass die 5-Zahl der Blütenhülle die ursprüngliche sei. Wie der korollinische Kelch bei den Ranunculaceen bald in 5-, bald in einer höheren Zahl ausgebildet ist (letzteres z. B. bei *Trollius*), so kann dies auch bei *Begonia* eingetreten sein. Wir können also ausgehen von einer azyklischen Blüte mit einfachem Perianth, wozu bei *Hillebrandia* noch eine Umbildung einer Anzahl äußerer Staubblätter zu Blumenblättern gekommen ist. Indes berührt das die hier behandelte Frage nicht näher. Für uns ist jedenfalls die Annahme berechtigt, dass männliche und weibliche Blüten ursprünglich gleich gestaltet waren. Die oben aufgestellte Meinung, dass die weiblichen Blüten bei *Be-*

gonia weniger weit fortgeschritten sind als die männlichen beruht ferner auf folgenden Gründen:

1. Es gibt Übergänge in der Ausbildung der Blütenhülle zwischen männlichen und weiblichen Blüten.

2. Bei manchen *Begonia*-Arten sind die männlichen Blüten noch weiter verändert worden, indem die Zahl der Blütenhüllblätter bis auf zwei sinkt. Dies ist offenbar nur eine weitere Steigerung in der Verringerung der Perigonblattzahl; es gibt *Begonia*-Arten, bei denen auch die weiblichen Blüten dieselbe Veränderung erfahren haben. Es ist also eine „Tendenz" zur Verringerung der Perigonblätter vorhanden, welche von den männlichen Blüten früher durchgeführt wird als von den weiblichen. Zur Begründung sei Folgendes angeführt.

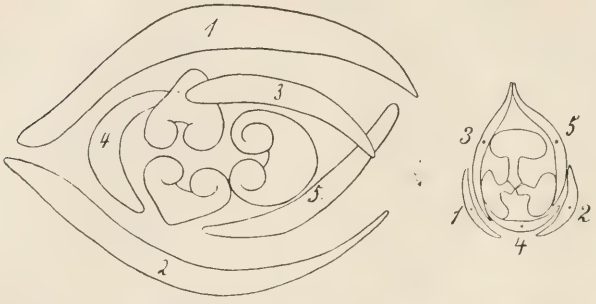


Fig. 24. Querschnitte von weiblichen Blüten, links einer Knollenbegonie (Gartenhybride), rechts von *Beg. parvifolia* (*foliosa*) (um 90° gegenüber der anderen Blüte gedreht).

Bei den *Begonia*-Arten, welche vierzählige männliche und fünfzählige weibliche Blüten haben, kommen gelegentlich vierzählige weibliche und fünfzählige männliche vor, und zwar das erstere offenbar infolge von „Verwachsung" zweier Blätter. So bei Knollenbegonien, deren bei uns kultivierte Formen bekanntlich hybriden Ursprungs sind. Die männlichen Blüten sind normal vierzählig im Perianth, die weiblichen fünfzählig. Vierzählige weibliche sind aber nicht selten. Eines der vier Blumenblätter ist dann oft tief ausgeschnitten, oder zeichnet sich den drei anderen gegenüber durch seine Größe aus, welche auch darauf hindeutet, dass dies Blatt eigentlich an Stelle von zwei anderen steht[96]).

In Fig. 24 sind die fünf Perigonblätter mit Zahlen bezeichnet. In Blüten mit vier Perigonblättern sind offenbar die Blätter 3 und 5 durch eines ersetzt. Dabei können noch zwei Blattanlagen auftreten, die aber auf einem gemeinsamen Stück emporgehoben werden,

96) Zu ganz ähnlichen Anschauungen war schon viel früher F. Benecke gelangt, auf dessen Abhandlung ich erst aufmerksam wurde, als das Obenstehende längst niedergeschrieben war. Er sagt, die Annahme, dass die vierzähligen Blüten sich von fünfzähligen ableiten, scheine berechtigt „und zwar in der Weise, dass die Divergenz der zwei ersten Perigonblätter geringer wird, das dritte Blatt erscheint in der größeren Lücke wie bei der weiblichen fünfzähligen Blüte, aber es füllt zugleich die Lücke des fünften Blattes vollkommen aus, es entsteht ihm gegenüber das vierte Blatt und das fünfte muss natürlich fortfallen".

dann wird ein mehr oder minder tief zweispaltiges Perigonblatt sich finden, oder von Anfang an ein einziges. Damit ist dann die Perianthbildung der männlichen Blüten erreicht, welche aus der fünfzähligen zu einer vierzähligen geworden ist. Dies wird um so wahrscheinlicher, als, wie schon erwähnt, männliche Blüten mit ausnahmsweise fünfzähliger Blütenhülle vorkommen, wobei das sonst fehlende Blatt kleiner ist als die übrigen.

Dies wurde außer bei Knollenbegonien auch bei einem anderen bekannten *Begonia*-Bastard, „Gloire de Lorraine" beobachtet. Es ist dieser Fall nicht zu verwechseln mit dem Auftreten von „Füllung", bei welchem einige oder alle Staubblattanlagen sich zu „Blumenblättern" entwickeln; es ist dies an der Stellung dieser überzähligen

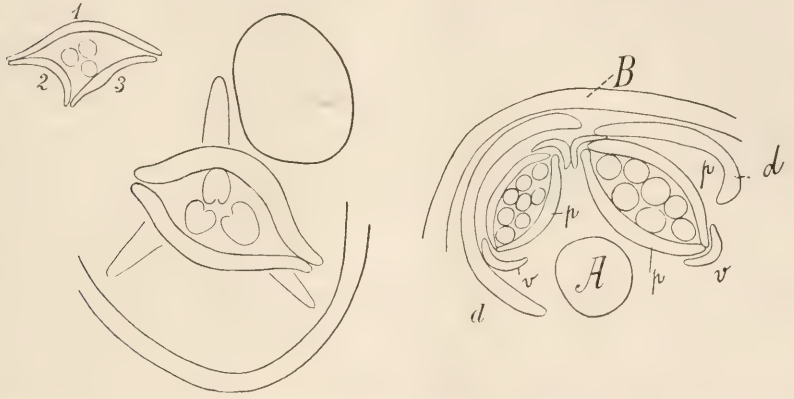


Fig. 25. Links oben Querschnitt einer weiblichen Blüte von *Begonia rubella* mit drei Blütenhüllblättern, rechts darunter (stärker vergr.) Durchschnitt einer weiblichen Blüte mit zwei Blütenhüllblättern. Rechts Querschnitt durch zwei männliche Blüten von *Begonia manicata*. *d* deren Deckblätter, *v* Vorblätter, *p* die zwei Blätter der Blütenhülle.

Gebilde leicht zu erkennen. Die Verhältnisse werden aber dadurch verwickelt, dass außer „Verwachsungen", wie es scheint, auch „Spaltungen" (oder Ersatz eines Perigonblattes durch zwei) auftreten können.

Bei *Begonia Engleri*, einer aus Ostafrika eingeführten, also sicher nicht zu den Gartenhybriden gehörigen Form kommen teils sechszählige, teils fünfzählige weibliche Blüten vor. Die Blütenhüllblätter sind annähernd in zwei dreizähligen Kreisen angeordnet, so dass die inneren Blütenhüllblätter mit den drei Fruchtblättern alternieren.

Dieselben Zahlenverhältnisse fand ich auch bei einer der Hybriden von *Begonia Rex* des hiesigen Gartens, während sonst die weiblichen Blüten von *B. Rex* ein fünfzähliges Perianth haben.

In Fig. 26 rechts ist eine fünfzählige Blüte von *Begonia Engleri* abgebildet, welche ein zweispaltiges Blütenhüllblatt besitzt. Die beiden „verwachsenen" Blätter sind die mit 5 und 6 bezeichneten, sie sind in Fig. A vollständig getrennt. Wir erhalten so drei Blätter, welche den drei Fruchtblättern (deren Mediane durch die scharf vorspringenden Fruchtknotenkanten kenntlich ist) opponiert sind, und zwei, welche alternieren.

Häufiger und bei manchen Begonien normal auftretend ist die Dreizahl. Diese findet sich z. B. bei den schon erwähnten merkwürdigen Arten, welche eine Trennung der männlichen und der weiblichen Blüten auf verschiedene Inflorescenzen zeigen, *Begonia rhizocarpa* und *B. attenuata*.

A. Decandolle gibt in der „Flora brasiliensis" an „lobi tres floris feminei aequales, quoad situm et evolutionem investigandi". Die drei Blütenhüllblätter sind den drei Fruchtblättern annähernd opponiert. Es sind also die in dem Blütenquerschnitt (Fig. 24) mit 1, 2, 3 (+ 5) bezeichneten. Blatt 4 ist also verkümmert. Indes finden sich auch zwei Blüten mit vier Hüllblättern, der Stellung nach schien hier wirklich Blatt 4 noch ausgebildet zu sein. Die männlichen Blüten haben nur zwei Blütenhüllblätter, es sind also die zwei inneren verkümmert (vgl. auch Fig. 25). Wenn in der systematischen Literatur die Staubblätter der männlichen Blüten dieser Arten allgemein als „verwachsen" bezeichnet werden, so ist dies keine zutreffende Bezeichnung. Der Vorgang ist vielmehr der, dass die Blütenachse zwischen den Staubblättern und dem Perigon sich stielartig streckt und so die Staubblattgruppe emporhebt.

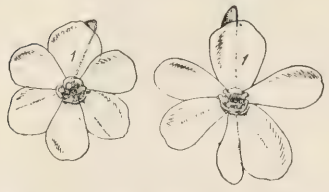


Fig. 26. Zwei weibliche Blüten von *Begonia Engleri*.

Von Begonien, deren weibliche Blüten nur zwei muschelschalenförmig aufeinanderliegende Blütenhüllblätter haben, wurden untersucht *Begonia rubella* und *B. imperialis*.

Die erstere Art war mir deshalb von Interesse, weil bei ihr auch noch dreizählige Blüten vorkommen. In diesem Falle sind (Fig. 25) die drei Blütenhüllblätter ebenso orientiert wie bei *B. rhizocarpa*, d. h. also den Fruchtblättern opponiert. Bei der Blüte, deren Querschnitt in Fig. 25 abgebildet ist, hingen aber die mit 2 und 3 bezeichneten Blätter unten zusammen.

Wenn sie ganz zusammenfließen, resp. wenn Blatt 3 ganz ausfällt, erhalten wir die zweizählige Blüte wie sie in Fig. 25 rechts

97) Sie zeichnen sich bei vielen Begonien ohnedies dadurch aus, dass sie bedeutend kleiner sind als die zwei äußeren, es ist also nur eine Steigerung dieses Verhaltens, wenn sie schließlich ganz ausfallen.

abgebildet ist. Das ist das Ende der Entwickelung, welche, wie im Vorstehenden darzulegen versucht wurde, sich auch jetzt noch mit einiger Wahrscheinlichkeit rekonstruieren lässt.

Für die hier verfolgte Hauptfrage lässt sich das Resultat dahin zusammenfassen: Männliche und weibliche Blüten waren ursprünglich auch bei *Begonia* gleichgestaltet und mit fünf (oder mehr) Perigonblättern ausgestattet (welche entweder einem Kelch entsprechen oder von Anfang an als einfaches Perigon zu betrachten sind). Es trat eine Reduktion ein, welche zu einer Verminderung der Zahl der Perigonblätter führte. Diese Veränderung wurde bei den meisten *Begonia*-Arten durch die männlichen Blüten früher erreicht als durch die weiblichen, welche demgemäß die weniger stark umgebildeten darstellen. Es lassen sich auch, wie mir scheint, einigermaßen Gründe für das verschiedene Verhalten der männlichen und weiblichen Blüten angeben.

Bei den weiblichen sind, wie wir sahen, die inneren drei Perigonblätter den drei Fruchtblättern opponiert. Das Vorhandensein der letzteren wirkt offenbar auf das Bestehenbleiben der drei ersteren ein, davon müssen auch die zwei ersten Perigonblätter beeinflusst werden, trotzdem sie zeitlich den anderen vorangehen. Bei den männlichen Blüten fällt mit den Fruchtblättern auch deren Beeinflussung des Perigons weg.

Die ersten Perigonblätter, die eine relative Vergrößerung erfahren, werden vielmehr durch die Vorblätter beeinflusst, mit denen sie dann alternieren, während sie ursprünglich nach dem einen Vorblatt hin konvergierten. Damit ist dann die räumliche Bedingung für den Ersatz zweier Perigonblätter durch eines gegeben. Dass von solchen Blüten mit vierzähligem Perigon die mit zweizähligem versehenen sich ableiten, ist ohne weiteres klar, es können entweder die inneren oder die äußeren Perigonblätter verkümmern, indes scheint nur ersteres eingetreten zu sein. Es stimmt dies damit überein, dass, wie zu zeigen versucht wurde, im allgemeinen die zuletzt angelegten Perigonblätter zuerst verkümmern, so dass schließlich nur noch 1 und 2 übrig bleiben.

Valerianeen. In der Gattung *Valeriana* kommen neben Arten mit Zwitterblüten (z. B. *V. officinalis*) auch solche mit getrenntgeschlechtigen Blüten vor, allerdings mit „labiler" Trennung. Hier soll auf die Einzelheiten der Geschlechtsverteilung nicht eingegangen, sondern nur erwähnt werden, dass die männlichen Blüten bei allen derartigen Arten (wie bei vielen anderen Sympetalen) bedeutend größere Blumenkronen haben als die weiblichen (Fig. 27) und dass die männlichen einen gut entwickelten Griffel, die weiblichen deutlich sichtbare Staubblätter haben, die aber in der Entwickelung zurückbleibeu.

Welche der beiden Blütenformen ist die der Zwitterblüte näher stehende? Es kann meiner Ansicht nach nicht zweifelhaft sein, dass die Blumenkrone der weiblichen Blüten gegenüber der der Zwitterblüten eine Verringerung erfahren hat. Möglich ist es, dass die der männlichen Blüten der Zwitterblüte gegenüber etwas vergrößert ist, doch stehen die männlichen Blüten meiner Ansicht nach den Zwitterblüten näher als die weiblichen.

Die Gründe für diese Ansicht sind:

1. Gelegentlich fand ich in männlichen Blütenständen von *V. montana* Fruchtansatz, es waren hier also Zwitterblüten vorhanden, die in ihrer Gestalt von den sonst männlichen nicht abwichen.

Fig. 27. Links männliche, rechts weibliche Blüte von *Valeriana montana*. *G* Griffel, *st* Staminodien.

2. Bei *V. dioica* fand H. Müller männliche Blüten ohne Stempel, welche mit sehr großen Kronen und solche mit Stempelrest und etwas kleineren Kronen (in seltenen Fällen auch Zwitterblüten) und weibliche Blüten mit „kleinerem Pistill und größeren Kronen“ und solche mit größerem Pistill und sehr kleinen Kronen. Diese Beobachtungen beziehen sich nur auf die fertigen Blüten, sie sollten durch die Untersuchung der Frage, wie die verschiedenen Blütenformen sich im Knospenstadium verhalten, ergänzt werden. Aber auch aus ihnen scheint mir die Rückbildung der Krone in den weiblichen Blüten hervorzugehen. Auf die Ansicht Müller's über die biologische Bedeutung der größeren Auffälligkeit der männlichen Blüten wird unten kurz einzugehen sein. Hier sei nur erwähnt, dass, wie schon Mohl hervorgehoben hat, bei vielen gynodiözischen Pflanzen die weiblichen Blüten kleinere Blumenkronen haben als die männlichen, dass also offenbar zwischen der Ausbildung der Blumenkrone und der Staubblätter eine Korrelation besteht, wenn sie auch nicht überall hervortritt.

Ein schönes Beispiel für diese Beziehung hat Correns[99]) bei *Geranium pratense* gefunden. Hier sind die Zwitterblüten durchschnittlich 40 mm breit, die rein weiblichen etwa 30 mm. Bei den Übergangsformen, bei welchen einzelne Staubblätter rückgebildet waren, waren auch die unter ihnen stehenden Blumenblätter kleiner als die unter den normalen Staubblättern stehenden. (Schluss folgt.)

98) H. Müller, Befruchtung der Blumen durch Insekten, p. 115, 116.
99) Correns, Jahrb. f. wissensch. Botanik, Bd. XLIV (1907), p. 161.

Jahresbericht über das Gebiet der Pflanzenkrankheiten.

Erstattet von Prof. Dr. M. Hollrung. 11. Band: Das Jahr 1908. Berlin, P. Parey, 8°, VII, 362 pp., 18 Mk.

Das Studium der Pflanzenkrankheiten zieht von Jahr zu Jahr weitere Kreise und die Literatur darüber schwillt mächtig an. Das Literaturverzeichnis dieses Bandes zählt 1373 Arbeiten auf, von denen 429 ausführlicher referiert werden; über die anderen unterrichten, soweit sie wichtiger sind, kurze Inhaltsangaben. — Dieses erhöhte Interesse an dem Studium der Pflanzenkrankheiten hat seinen Ursprung in erster Linie darin, dass man immer mehr dessen ungeheure praktische und wirtschaftliche Bedeutung erkennt. Am weitesten hierin sind die Vereinigten Staaten von Nordamerika fortgeschritten. Dort war es auch möglich, eine Statistik derjenigen Schäden wenigstens aufzustellen, die auf Insekten zurückzuführen sind. Einen solchen Versuch machte Washburn. Danach beträgt das jährliche Gesamterträgnis der Vereinigten Staaten aus Ackerbau und Forstbetrieb 7394 Mill. Doll. Der von Insekten verursachte Ausfall wird auf 800 Mill. Doll. geschätzt. Am größten ist er beim Weizenbau, wo auf 450 Mill. Doll. Erträgnis 100 Mill. Doll. Verlust angegeben werden. Auffällig gering ist er für die Forsten (20 Mill. Doll. gegen 200 Mill. Ertrag). Der tatsächlich in Forsten verursachte Schaden dürfte erheblich größer sein; doch ist die Forstwirtschaft in den Vereinigten Staaten noch so wenig ausgebildet, dass nur ein Bruchteil der Forsten nutzbar gemacht ist und die von Insekten in den übrigen Teilen verursachten Schäden nicht beachtet werden, da sie vorläufig ja auch ohne Belang sind. — Zu den schädlichsten Insekten gehört immer noch die Hessenfliege, die ungefähr 20 Mill. Doll. jährlichen Verlust hervorruft. Doch ist gerade bei ihr der ungeheure Nutzen des Studiums der Pflanzenkrankheiten erkennbar; hat sie doch in früheren Jahren 100—200 Mill. Doll. Verlust herbeigeführt. —

Immer mehr Stimmen erheben sich, die darauf hinweisen, dass (wenigstens in sehr vielen Fällen; der Ref.) die augenfälligen „Krankheitserreger", Pilze und Insekten, erst sekundäre Begleiterscheinungen einer anderen, primären Krankheitsursache sind, die sich also für das aussprechen, was der Altmeister der deutschen Phytopathologie, P. Sorauer, schon seit 20 Jahren als die Disposition der Pflanzen für Krankheiten verficht. So fordert R. Jonas genaue Aufzeichnungen über die Beziehungen zwischen Witterung und dem Massenauftreten von Insekten bezw. Pilzen, sowie Berücksichtigung der Oertlichkeit, Bodenbeschaffenheit und des Grundwasserstandes für das Auftreten von Pflanzenkrankheiten. So hat Issatschenko nachgewiesen, dass ein Gehalt der Luft von 2% Kohlensäure hindernd auf die Infektion durch Pilzsporen wirkt, feuchte Luft, Honig-

tau, Vergilben der Blätter sie erleichtert. Die Infektion der Kartoffeln durch *Phytophthora* wird durch Dünnschaligkeit ersterer erleichtert, durch Dickschaligkeit erschwert. Kreitz hat nun festgestellt, dass Düngung mit Kainit die Schale verdünnt und lockert (208 μ Dicke, mit 8,8 Zellagen), Superphosphat sie verdickt und festigt (320 μ Dicke, mit 13,3 Zellagen). In trockenem Boden wird die Schale dünner als in feuchtem. Längere Zeit an einem Orte angebaute Kartoffeln vererben ihre Schalendicke auf anderem Boden noch längere Zeit, so dass also Bezug des Saatgutes von einem Ort mit größerer Schalendicke Schutz gegen *Phythophthora* gewährt.

Die Praktiker vertreten schon seit langem die Ansicht von dem „Altwerden" bestimmter Pflanzensorten. Die wissenschaftlichen Botaniker treten dieser Ansicht mehr oder weniger scharf entgegen. Schellenberg erörtert diese Frage in für die Praktiker günstigem Sinn. Das Altern kommt nur bei Pflanzen vor, die auf ungeschlechtlichem Wege vermehrt werden, wie Obstbäume, Weinrebe, Kartoffel. Schellenberg betrachtet nun jede „Sorte" einer solchen Pflanze als ein selbständiges Individuum, identisch mit der Mutterpflanze. Ein neues Individuum kann nur durch Befruchtung geschaffen werden. Die ganze Sorte muss daher die Erscheinung des Alterns annähernd gleichzeitig zeigen. (Nach Beobachtungen des Referenten ist das nicht der Fall. Zuerst altern die Pflanzen, die an den Entstehungsorten der Sorte weiter gezüchtet sind. Durch Ueberführung von Pflanzen unter neue, verschiedene Existenzbedingungen kann der Sorte vorübergehend neue Lebensenergie zugeführt werden, die das Altern aber nur hinausschieben, nicht verhindern kann.) Unsicherheit des Ertrags, kleine, unvollkommene Früchte, Disposition für Erkrankungen sind Zeichen herannahenden Alters.

Mehrere Arbeiten befassen sich mit der Einwirkung der Parasiten auf die Anatomie der Wirtspflanzen. Petri untersuchte die Einwirkungen des Stiches der Komma-Schildlaus auf das Rindengewebe der Wurzel von Olivenbäumen und des der Reben-Schildlaus auf die Rebe, Börner die der Chermiden auf die Kiefernnadeln bezw. die Entstehung und Bildung der Gallen derselben. Aus beiden Arbeiten geht hervor, dass für die Natur der Wirkung nicht nur der Bau des Pflanzengewebes, sondern auch die Eigenart des Tieres von Bedeutung ist.

Ich glaube durch diesen kurzen Auszug gezeigt zu haben, dass auch dieser Jahresbericht das allgemeine Interesse der Biologen wohl verdienen dürfte. **Reh.**

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Der Abonnementspreis für 24 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einsenden zu wollen.

Bd. XXX. **15. November 1910.** **№ 22.**

Inhalt: **Goebel**, Ueber sexuellen Dimorphismus bei Pflanzen (Schluss). — **Papanicolau**, Experimentelle Untersuchungen über die Fortpflanzungsverhältnisse bei Daphniden (*Simocephalus vetulus* und *Moina rectirostris* var. *Lilljeborgii*) (Fortsetzung). — **Braune**, Über Fütterungsversuche mit Anilinfarben.

Über sexuellen Dimorphismus bei Pflanzen.

Von K. Goebel.

(Schluss).

Compositen. In dieser großen Familie treten in den Blüten sehr mannigfache Verteilungsverhältnisse der Sexualorgane auf, es finden sich neben Zwitterblüten vielfach weibliche und männliche. Es ist klar, dass durch die große Anzahl der Blüten, welche in einem Köpfchen zusammenstehen, die Möglichkeit, verschiedene Blütenformen zu entwickeln, eine größere ist als bei den Pflanzen mit einzelstehenden Blüten.

Hier sollen zunächst zwei Beispiele besprochen werden, bei welchen die männlichen und die weiblichen Blüten auf verschiedene Inflorescenzen verteilt sind; daran wird sich die Besprechung der Gestaltverschiedenheit zwischen männlichen und weiblichen Blüten anschließen.

1. *Petasites niveus*. Die Trennung ist hier insofern keine ganz scharfe, als in den weiblichen Blütenköpfen auch (sterile) männliche Blüten vorkommen; indes können diese zunächst außer Betracht bleiben. Männliche und weibliche Inflorescenzen zeigen nach dem Abblühen, wie Fig. 1 zeigt, ein auffallend verschiedenes Verhalten: die Hauptachse der männlichen Inflorescenz und die Stiele der Blütenköpfe entwickeln sich nicht weiter, während bei der weiblichen Inflorescenz eine Streckung und Verdickung eintritt. Es

beruht dies auf einer Vergrößerung der Zellen; auch scheint der weibliche Inflorescenzschaft mehr Zellen auf dem Querschnitt aufzuweisen als der männliche. Indes war die Zahl der Messungen zu klein als dass diese Angabe verallgemeinert werden könnte. Jedenfalls tritt schon beim Durchschneiden hervor, dass der weibliche Inflorescenzschaft eine größere Härte erreicht als der männliche. Die Collenchymbündel vor und hinter den Leitbündeln verholzen nämlich, ebenso das Grundgewebe zwischen den Leitbündeln. Auch ohne Versuche ist es kaum zweifelhaft, dass der weibliche Inflorescenzschaft biegungsfester wird als der männliche. Ein Interfaszikularkambium bildet sich nicht, auch in den Leitbündeln selbst ist nur ein unbedeutendes Dickenwachstum vorhanden. Die Fruchtreife findet rasch statt, dann stirbt auch der weibliche Blütenstand ab.

Hier sind also die Verschiedenheiten zwischen weiblichen und männlichen (zusammengesetzten) Inflorescenzen hauptsächlich durch eine postflorale stärkere Entwickelung der weiblichen bedingt. Es wurde nicht untersucht, ob diese von der Befruchtung abhängig ist, wie das ja kaum zu bezweifeln ist.

Das nächste Beispiel betrifft einen Fall, bei welchem weibliche und männliche Inflorescenzen von vornherein stark verschieden sind.

2. *Xanthium*. Die Compositengattung *Xanthium* zeigt männliche und weibliche Blütenköpfe in monözischer Verteilung. Sie unterscheiden sich schon bei oberflächlicher Betrachtung sehr bedeutend. Die männlichen Blütenköpfe haben den ursprünglichen Charakter am meisten gewahrt. Sie zeigen in der Achsel von Deckblättern (Fig. 29, I) eine Anzahl von Blüten, welche sich von den gewöhnlichen Compositenblüten hauptsächlich dadurch unterscheiden, dass die Fruchtknoten frühzeitig verkümmern (eine eigentliche Fruchtknotenhöhle fand ich bei *X. spinosum* nicht mehr angelegt).

Die weiblichen Blütenköpfe haben nur zwei Blüten, und die Blumenkrone ist sehr stark reduziert, sie scheint als verspätete Bildung nach Anlage des Fruchtknotens noch aufzutreten. Später ist sie als kurzer, schief abgeschnittener Saum sichtbar, von Staubblattanlagen war nichts mehr nachweisbar. Die Früchte sind in eine mit Widerhaken versehene harte, feste, mit zwei Fortsätzen versehene Hülle eingeschlossen.

Das Zustandekommen der sonderbaren Hülle (welche ausgezeichnet der Verschleppung durch Tiere angepasst ist)[100]), wird verschieden aufgefasst.

Hofmann[101]) sagt, die weiblichen Blüten seien tief in die „Blütenachse“[102]) eingesenkt, die Spreublätter umgeben jede Blüte

100) Bekanntlich gehören die *Xanthium*-Fruchtstände zu den unangenehmsten Woll-Kletten.

101) In Engler-Prantl Natürl. Pflanzenfamilien IV, 5, p. 220.

102) So sagt Verf. statt Inflorescenzachse

ringsherum und sind zu einem engen, oft harten Schnabel verlängert, aus dessen gerader oder schief abgeschnittener Öffnung die Griffelschenkel herausragen. Die dornigen oder zum Teil widerhakigen . . . trockenhäutigen Hüllblätter sind ursprünglich in normaler Stellung zum Blütenboden angelegt. Bald jedoch senkt sich der Blütenboden in die Blütenachse ein; der untere Teil der Spreublätter verschmilzt mit der Blütenachse, und bei mehrblütigen Köpfchen verschmelzen zugleich die Spreublätter im unteren Teile unter sich, so dass eine einfache oder zwei-(bis vier-)fächerige Höhlung entsteht, an deren Außenseite die Hüllblätter, höchstens mit Ausnahme eines äußeren Kreises von normalem Aussehen mehr oder minder hoch hinauf angewachsen erscheinen" . . .

Es ist mir nicht gelungen, aus dieser Beschreibung eine klare Vorstellung darüber zu gewinnen, wie der Verfasser sich die Homologie zwischen männlichen und weiblichen Blütenköpfen eigentlich denkt, namentlich über das Zustandekommen der schnabelartigen Gebilde, aus denen seitlich die beiden Narben heraustreten. Jedenfalls geht seine Anschauung dahin, dass die Widerhaken der Hülle Blätter darstellen und dass aus der Verwachsung dieser „Spreublätter" unter sich und mit der Inflorescenzachse die Hülle entstehe, was sicher kein richtiger Ausdruck des tatsächlichen Verhaltens ist.

In Warming's Handbuch der systematischen Botanik[103]) heisst es „In den weiblichen Köpfchen sind nur zwei Blüten, denen Kelch und Krone ganz fehlen; zwei stachelige Hüllblätter verwachsen zu einer eiförmigen, zweifächerigen Hülle, die in jedem Fache eine Blüte umschließt, mit den Früchten wächst und sie bei der Reife als eine harte Hülle einschließt, deren hakig gekrümmte Stacheln der Verbreitung der Früchte dienen." Hier werden also die „Hüllen" als aus den Deckblättern der Blüten gebildet betrachtet, die der Verbreitung durch Tiere dienenden hakig gebogenen Stacheln nicht als umgewandelte Blattorgane (sonst wären sie ja als Dornen zu bezeichnen), sondern als „Emergenzen", welche teilweise auf den Blättern stehen. Sie würden also einen anderen „morphologischen Wert" besitzen als die der Funktion nach analogen Verbreitungsorgane, welche wir bei den Blüten resp. Fruchtköpfen von *Lappa* finden.

Aus Gründen der vergleichenden Morphologie wie der Entwickelungsgeschichte (welche bei *X. spinosum* und *X. Strumaria* untersucht wurde) muss ich mich der Hauptsache nach der zweiten, auch von anderen Botanikern vertretenen Auffassung anschließen.

103) p. 427 der 1. Aufl. der deutschen Übersetzung. Schon A. Braun (Das Individuum der Pflanze, Berlin 1853, p. 104), fasst übrigens die beiden Schnäbel der „Frucht" als die Deckblätter der Blüten auf, hielt aber die Stacheln für die äußeren Hochblätter, weil sie in deutlich erkennbare Spiralreihen angeordnet seien.

Es lässt sich diese Auffassung schon durch Betrachtung des fertigen Zustandes stützen.

Fig. 28 stellt ein Stück eines Sprosses von *X. spinosum* dar. Das Blatt *D* hat einen Achselspross *A* hervorgebracht, der zwei basale Seitensprosse besitzt, einen, welcher drei zu Dornen entwickelte Blätter (*D*) trägt, und einen, der als weibliche Inflorescenz ausgebildet ist. In dieser ist eines der Hüllorgane, aus welchem

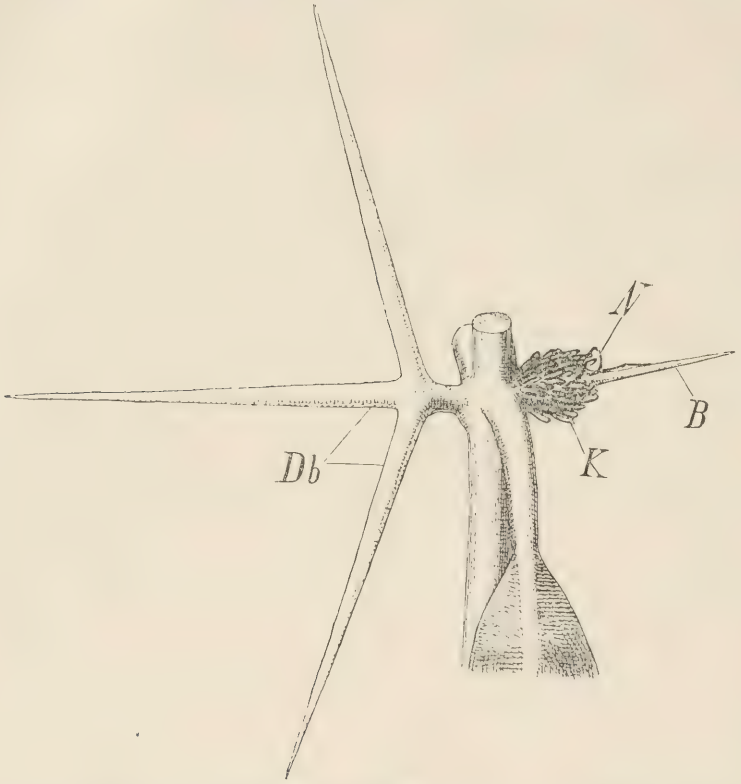


Fig 28. Sprossstück von *Xanthium spinosum*. Links ein Kurztrieb mit den verdornten Blättern (*Db*), rechts eine weibliche Inflorescenz. Das eine Deckblatt (*B*) ist als Dorn ausgebildet. *N* Narben der in seiner Achsel stehenden weiblichen Blüte.

die Narben (*N*) hervorragen, als Dorn entwickelt (was sonst auch bei dieser *Xanthium*-Art nicht der Fall ist). Da nun die Dornen von *Xanthium* der Entwickelungsgeschichte nach als verdornte, an einem kurzen Zweige stehende Blätter zu betrachten sind, so gilt dies auch für die Schnäbel der weiblichen Köpfchen. In den männlichen Inflorescenzen stehen in den Achseln aller Hochblätter Blüten, in den weiblichen nur in den Achseln von zweien (Fig. 29, I, II). Diese aber greifen um die Blüten so herum, dass die Ränder jedes Deckblatts untereinander sich zusammenhängen. Der mit Sa_1, Sb_1 bezeichnete

zweiteilige Körper gehört dieser Auffassung nach nur teilweise, in seiner zwischen der Punktierung liegenden Partie zur Blütenstandsachse der weiblichen Inflorescenz. Die beiden Stücke *a* und *b* gehen seitlich in die Ränder der Hüllblätter über. Es liegt also ein ähnlicher Vorgang vor wie etwa bei der Bildung eines apokarpen aus zwei Fruchtblättern bestehenden Fruchtknotens, die beiden Deckblätter der Blüten haben ihre Ränder so weit nach innen geschlagen, dass sie sich berühren. Dies tritt bei einer Oberflächenansicht (Fig. 29, IV) deutlich hervor. Eine „Einsenkung" tritt dann dadurch ein, dass der peripherische Teil der Inflorescenzachse interkalar emporwächst; dadurch werden auch die obersten Anlagen der Haken mit emporgehoben. Ebenso findet in der Mittelregion, wo die beiden Blüten-

Fig. 29. *Xanthium* (I—III *X. spinosum*, IV *X. Strumaria*). I Längsschnitt durch eine junge männliche Inflorescenz. *S* Deckblatt, *B* Blütenanlage. II Längsschnitt durch eine junge weibliche Inflorescenz. *Sa*, *Sb* die zwei Deckblätter der zwei Blütenanlagen. Sa_1, Sb_1 die nach innen geschlagenen Ränder dieser Deckblätter. III Längsschnitt durch eine ältere weibliche Inflorescenz. Die weiblichen Blüten (bis jetzt nur aus dem Fruchtknoten mit zwei Griffeln bestehend) sind durch interkalares Wachstum der zwischen den gestrichelten Linien liegenden Gewebe „versenkt". IV Weibliche Inflorescenz schief von oben. Man sieht außer den Borsten die zwei Deckblätter der (nicht sichtbaren) Blüten. *a* Die Seitenteile des mit den Rändern eingeschlagenen Deckblattes der rechts liegenden Blüte.

deckblätter zusammenstoßen, ein interkalares Wachstum statt. Die Haken stehen dann teilweise an der Inflorescenzachse, teilweise an den Hüllen. Wenn man also annimmt, dass der Teil der Hüllen, welcher die Haken trägt, eigentlich ein emporgewölbter Teil der Inflorescenzachse sei, so kann man den einheitlichen Ursprung der Haken retten und diese als umgebildete äußere Hüllblätter betrachten. Dann müssten sie den Deckblättern der Blüten der männlichen Inflorescenz entsprechen, und die schnabelförmigen Bildungen, in welche die weiblichen Blüten eingeschlossen sind, wären die obersten Deckblätter. Sind aber die Haken den männlichen Inflorescenzen gegenüber Neubildungen (Emergenzen), so wären die untersten Deckblätter die, welche in der weiblichen Inflorescenz die Umbildung erfahren.

Welche der beiden Ansichten über die Natur der Haken zutrifft, wird sich wohl nur durch ein vergleichendes Studium der

Inflorescenzbildung der mit *Xanthium* verwandten Formen — wozu ich keine Gelegenheit hatte — ermitteln lassen. Jedenfalls ist so viel klar, dass männliche und weibliche Inflorescenzen auch bei *Xanthium* ursprünglich gleich gewesen sein müssen und dass die weiblichen viel stärker umgebildet sind als die männlichen. Der Ausgangspunkt wird der dem Verhalten anderer Compositen entsprechende sein mit Köpfchen, in denen außen weibliche, innen männliche Blüten waren. Solche finden sich bei der Compositengruppe, zu welcher *Xanthium* gehört, noch bei verschiedenen Gattungen, *Iva*, *Oxytenia* u. a. Bei *Dicoria* wird angegeben, dass die Blütenköpfe 1—2 weibliche Blüten in den Achseln großer Deckblätter haben. Denken wir uns in den Blumenköpfen den männlichen, oberen Teil unterdrückt, so würde eine bedeutende Annäherung zu *Xanthium* sich ergeben.

Diese Erwägung weist, wie mir scheint, darauf hin, dass die Deckblätter der *Xanthium*-Blüten dem untersten Teil der Inflorescenz angehören, nicht dem oberen, und folglich die Haken Neubildungen darstellen.

Payer[104]) hat die Entwickelungsgeschichte von *Ambrosia maritima* untersucht, bei welcher in den weiblichen Blütenköpfen nur eine Blüte vorhanden ist. Ohne Zweifel liegt hier eine noch weiter gehende Umbildung des weiblichen Blütenköpfchens als bei *Xanthium* vor. Indes geht aus Payer's Angaben und Abbildungen nicht hervor, wie der „sac épineux", welcher die weibliche Blüte umschließt, zustande kommt. Staubblätter werden auch hier in der weiblichen Blüte nicht angelegt.

Da die männliche Inflorescenz keine sterilen Hüllblätter hat, ist es am wahrscheinlichsten, dass die zur Hülle ausgebildeten Deckblätter der weiblichen Inflorescenz den untersten Deckblättern der männlichen entsprechen.

Männliche und weibliche Inflorescenzen sind also prinzipiell gleich gebaut. Die weiblichen aber haben sich vom ursprünglichen Typus viel weiter entfernt als die männlichen, wobei ja die biologische Bedeutung ohne weiteres klar ist.

Blüten. Über den sexuellen Dimorphismus der Blüten von Compositen liegt eine sorgfältige Untersuchung von M. v. Uexküll-Gyllenband vor[105]).

In der uns hier speziell interessierenden Frage kommt die Verfasserin zunächst zu folgenden Schlüssen:

104) Payer, Organogénie de la fleur p. 638, Pl. 129 (nicht wie im Register steht 131).

105) M. v. Uexküll-Gyllenband, Phylogenie der Blütenformen und der Geschlechterverteilung bei den Compositen (Bibliotheca botanica herausgeg. von Lùrssen, Heft 52, 1901).

1. Sämtliche bei den Compositen gefundenen 14 Blütenformen lassen sich von einer gemeinsamen Urform, der röhrenförmigen Zwitterblüte ableiten.

2. In einem jugendlichen Zustand lassen sich zwitterige Anlagen auch bei in erwachsenem Zustand rein weiblichen Blüten nachweisen.

3. Die weiblichen Blüten zeigen eine starke Modifikationsfähigkeit, sowohl in bezug auf die Corolle als auf den Stempel.

4. Bei den männlichen Blüten finden keine weiteren Modifikationen statt.

Der erste Satz ist unbestreitbar und gibt wohl auch die allgemeine Annahme wieder[106]).

Der zweite würde der normalen Entwickelungsfolge entsprechen, wenn die Ontogenie die Phylogenie wiederholt; es findet das vielfach, aber nicht immer statt. Es ist diese Frage von Interesse, weil sie sich bezieht auf das allgemeine Problem, inwieweit bei der Einzelentwickelung der phylogenetischen gegenüber Abkürzungen vorkommen. Es sei deshalb hervorgehoben, dass — im Gegensatz zu der oben angeführten Angabe — bei den weiblichen Blüten von *Cotula coronopifolia*, *Calendula*, *Filago arvensis* und von *Xanthium* keine Spur der Anlage von Staubblättern nachzuweisen war[107]).

Es seien die Verhältnisse hier zunächst für *Cotula* kurz geschildert, um so mehr, als sie teilweise unrichtig beschrieben worden sind.

Untersucht wurden kultivierte Exemplare des Münchener botanischen Gartens.

Die Blütenköpfe besitzen außen weibliche, innen Zwitterblüten. Diese haben die Eigentümlichkeit, dass sie eine vierteilige Blumenkrone haben — eine Abweichung (gegenüber dem ursprünglichen fünfteiligen Bau), die auch sonst gelegentlich vorkommt[108]). Die

---

106) Goebel, Vergl. Entwickelungsgeschichte der Pflanzenorgane 1883 (Schenk's Handbuch der Botanik II, p. 290). Anm. 3. „Als die phylogenetisch älteren dürfen wir wohl die Röhrenblüten betrachten, aus denen sich ja, wie die ‚gefüllten' Gartenformen vieler Compositen zeigen, auch durch Kultur Zungenblüten erzielen lassen."

107) p. 49 ihrer Abhandlung gibt Uexküll-Gyllenband an, dass sie bei *Leontopodium alpinum* keine Spur von Antherenanlagen in den schmalen röhrenförmigen Blüten gefunden habe. — Ebenso wie die Antherenentwickelung kann auch die Kelchanlage bei den Compositen vollständig ausgeschaltet (übersprungen) werden. So bei *Xanthium*. — Übrigens kommen analoge Fälle (des „Überspringens") auch sonst vor. So werden in den unterirdisch entwickelten kleistogamen Blüten von *Cardamine chenopodifolia* die Blumenblätter ganz unterdrückt (Goebel, Die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorien, Biolog. Centralblatt XXIV, p. 746).

108) Das kann man bei *Senecio vulgaris* fast an jedem einzelnen Blütenköpfchen beobachten. Gelegentlich finden sich unter den fünfzähligen Röhrenblüten auch solche, welche durch zwei kleinere, näher zusammenstehende Zipfel auffallen. Die

weiblichen Blüten sollen nach Knuth[109]) „unfruchtbar mit aufgeblasener Röhre“ sein. Beides trifft nicht zu. Die Blumenkrone ist nur in Gestalt eines dreiteiligen Saumes vorhanden, welcher in das (der Fruchtknotenwand angehörige) „aufgeblasene“ (intercellularraumreiche) Gewebe übergeht, welches bei weitem den auffallendsten Teil der weiblichen Blüte darstellt. Die Blumenkrone ist also auch der Zahl der sie aufbauenden Blätter nach mehr reduziert als die der männlichen Blüten, sie stellt offenbar den kümmerlichen Rest einer aus drei Blumenblättern aufgebauten Randblüte dar, von Staubblattrudimenten ist nichts zu sehen, auch nicht in den jüngsten Stadien (vgl. Fig. 30). Auch sind die weiblichen Blüten nicht unfruchtbar — sie enthalten im Gegenteil so frühzeitig Embryonen, dass man versucht sein könnte, an eine „parthenogenetische“ Entwickelung zu denken. Indes fand ich Pollen und Pollenschläuche auf den Narben, was eher für eine normale Befruchtung spricht; es kann ja in dem dichtgedrängten Blütenstand durch kleine, darüber kriechende Insekten eine Bestäubung stattfinden. Außerdem sind die weiblichen Blüten viel länger gestielt als die männlichen, wodurch, da der Griffel sehr kurz ist, die Narben in die für die Bestäubung günstige Lage emporgehob enwerden. Da die aus den Zwitterblüten hervorgehenden Früchte anders gestaltet sind als die der weiblichen Blüten, gehört *Cot. coronopifolia* zu den heterokarpen Compositen; beiderlei Früchte schwimmen übrigens auf dem Wasser[110]).

Fig. 30. *Cotula coronopifolia*. I Längsschnitt durch den Rand eines Blütenköpfchens. Rechts eine noch nicht voll entwickelte weibliche Blüte, *C* verkümmerte Blumenkrone, *G* Griffel. Links eine Zwitterblüte, *A* Antheren. II Weibliche Blüte in Außenansicht. Es sitzen auf dem Fruchtknoten eine Anzahl von Drüsenhaaren. *G* Griffel, *1, 2, 3* die (verkümmerten) Anlagen von drei Blumenkronblättern.

selbe Erscheinung traf ich auch bei *Bidens tripartitus*, vereinzelt treten hier sogar Röhrenblüten mit nur drei Zipfeln der Blumenkrone auf. Es liegt also eine Reduktionserscheinung vor, welche bei anderen Compositen gelegentlich, bei *Cotula* regelmäßig auftritt. Bekanntlich fehlen bei *Bidens tripartitus* ebenso wie bei *Senecio vulgaris* die weiblichen Strahlenblüten so gut wie immer. Ich fand auch keine Rudimente daran, vielmehr stehen an ihrer Stelle gewöhnliche Zwitterblüten. Eine solche Rückbildung kann offenbar am leichtesten an Formen auftreten, welche auf Fremdbestäubung nicht angewiesen sind, sie findet sich auch bei *Matricaria discoidea* (bei welcher die Scheibenblüten gleichfalls eine vierzähnige Blumenkrone haben). Es ist von Bedeutung, dass derartige Formen mehr als ein Rückbildungsmerkmal zeigen.

109) Knuth, Handbuch der Blütenbiologie I, p. 607.

110) Genaueres über die Biologie der merkwürdigen Pflanzen an anderem Orte.

Für *Xanthium* wurde die Tatsache, dass die Staubblätter ganz fehlgeschlagen sind, oben schon hervorgehoben.

Bei *Calendula* sind bekanntlich die zungenförmigen Randblüten weiblich und fruchtbar, die Scheibenblüten männlich und deshalb unfruchtbar. Zunächst sei erwähnt, dass die Randblüten bei zwei untersuchten *Calendula*-Arten (*C. officinalis* und *C. malacitana*) keine Spur von Staubblättern aufwiesen, während *Arctotis breviscapa*, welche sich sonst ähnlich verhält wie *Calendula*, deutlich Staubblattrudimente in den weiblichen Blüten zeigt[111]). Auffallend ist, dass die Randblüten, welche später durch ihre große leuchtende Korolle die Scheibenblüten weit übertreffen, in der Entwickelung lange Zeit hinter den Scheibenblüten zurückbleiben, selbst zur Zeit der Pollenreife sind sie kaum halb so groß als jene. Die Vergrößerung der Korolle erfolgt also erst verhältnismäßig spät im Streckungsstadium.

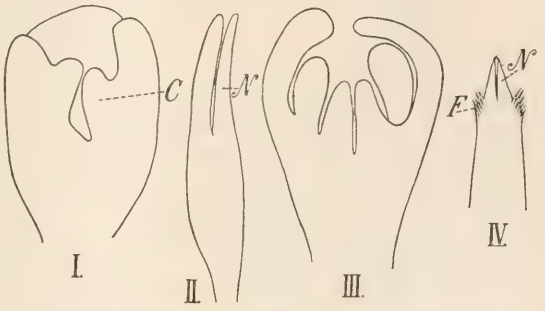


Fig. 31. *Calendula officinalis*. I Längsschnitt durch eine junge weibliche Blüte. Obwohl die zwei Fruchtblätter (*C*) vorhanden sind, ist keine Spur von Staubblattanlagen sichtbar. II Griffel einer weiblichen Blüte. *N* Narbe III Längsschnitt durch eine junge männliche Blüte. IV Oberer Teil des Griffels einer männlichen Blüte.

Die Verschiedenheit des Griffels und der Narben ist in den Blütenformen eine sehr auffallende: in den männlichen Blüten sind die Narben außerordentlich kurz und breiten sich nicht aus, so dass über den Fegehaaren der Griffel scheinbar eine einheitliche Spitze besitzt (Fig. 31, IV). In den weiblichen Blüten ist der Griffel (Fig. 32, II) viel kürzer, die Narben sind viel länger, von Fegehaaren fand ich keine Spur, höchstens könnte man die nicht sehr auffallende Zellwandvorwölbung der Epidermiszellen an der betreffenden Stelle für einen letzten Rest der Fegehaare halten.

Für diese Verschiedenheit gibt auch die Entwickelungsgeschichte keine Aufklärung. Sie zeigt nur, dass in den männlichen Blüten die beiden Fruchtblätter früh miteinander verschmelzen und die Bildung einer eigentlichen Fruchtknotenhöhle unterbleibt, während der Griffel dem starken Wachstum der Korolle entsprechend sich verlängert. Wenn nun weiter gesagt würde, dass in den männ-

111) Es sind indes hier einzelne den Randblüten benachbarte Scheibenblüten fertil.

lichen Blüten eine Hemmung der Narben — in den weiblichen eine Hemmung des Griffels und der Fegehaarbildung eintritt, so wäre das nur eine Umschreibung der Tatsachen, keine „Erklärung". Ebensowenig liegt eine solche natürlich auch in der Annahme, dass die Teile gehemmt werden, welche nicht mehr gebraucht werden. Die männlichen Blüten der untersuchten *Arctotis*-Art haben z. B. einen (aus Spreublättern bestehenden) „Pappus", obwohl sie ihn gewiss nicht brauchen! Es soll unten eine Hypothese versucht werden, welche hier in Betracht kommen könnte.

Leichter verständlich ist eine andere Tatsache: Die weiblichen Blüten von *Calendula* sind ausgiebiger mit Leitbündeln versorgt als die männlichen. Letztere erhalten nämlich vom „Blütenboden nur 2—3, erstere gewöhnlich 4 Leitbündel" [112]). — Es entspricht dies den oben für *Begonia* und anderen Pflanzen angeführten Tatsachen. Dafür, dass die Leitbündelversorgung der männlichen Blüten als eine Minusvariante anzusehen ist, spricht, dass z. B. bei *Silphium*, *Lindheimera*, *Melampodium* die Leitbündel, welche in die fruchtbaren Randblüten eintreten, zwar nicht an Zahl, aber in ihrem Aufbau die in die Röhrenblüten tretenden übertreffen.

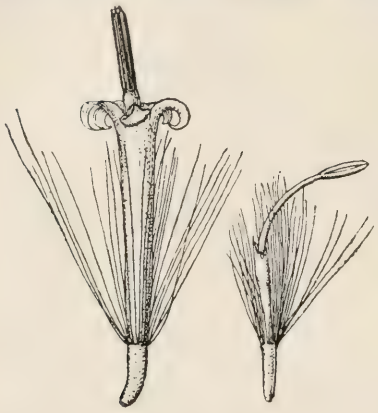


Fig. 32. *Homogyne alpina.* Links Zwitterblüte, rechts weibliche Blüte.

Calendula ist ein Beispiel für die bei vielen, aber keineswegs allen Compositen sich findende Eigentümlichkeit, dass die Blumenkrone der weiblichen Randblüten größer ist als die der männlichen oder zwitterigen Röhrenblüten im inneren Teil des Blütenkopfes. Das steht im Widerspruch mit der sonst allgemeinen, oben z. B. bei *Valeriana* erörterten Regel. Indes hat die Größe der Randblütenkrone mit der Geschlechtsverteilung bei den Compositen überhaupt nichts zu tun, sondern hängt mit ihrer Stellung zusammen.

Die äußeren Blüten einer Blütengenossenschaft sind auch bei Dipsaceen, einigen Umbelliferen und Cruciferen (z. B. *Iberis um-*

112) Vgl. J. Nissen, Untersuchungen über den Blütenboden der Compositen. Dissert. Kiel 1897, p. 18. Der Verf. spricht dort von „zwitterigen Randblüten", was auf einem Irrtum beruhen dürfte. Bei *Helianthus*, *Cryptostemma* u. a. konnte eine Verschiedenheit in der Leitbündelversorgung der unfruchtbaren (aber mit großer Blumenkrone versehenen) Randblüten und der fruchtbaren Röhrenblüten nicht festgestellt werden. Diese kann auch nicht für die ursprüngliche (vor der Leitbündelausbildung erfolgende) Anlage der Blüten, sondern nur für deren spätere Entwickelung in Betracht kommen.

bellata) die am meisten modifizierten. Es findet bei ihnen eine Vergrößerung der Blumenkrone statt, die man bei den Compositen vielfach als mit der Hemmung der Staubblattentwickelung korrelativ verknüpft betrachtet hat. Man wird indes Uexküll-Gyllenband beistimmen müssen, wenn sie eine solche Korrelation als nicht erwiesen betrachtet. Denn in zahlreichen Fällen haben die weiblichen Blüten kleinere Korollen als die männlichen oder die Zwitterblüten. So bei *Homogyne alpina* (Fig. 32) und den oben beschriebenen Beispielen von *Xanthium* und *Cotula*. Wenn man auch derartige Fälle wenigstens teilweise als sekundär eingetretene gegenüber den mit großen strahlenden Korollen bei den Tubulifloren wird betrachten dürfen, sprechen sie doch gegen eine kausale Verknüpfung von Staubblattverkümmerung und Blumenkronenvergrößerung.

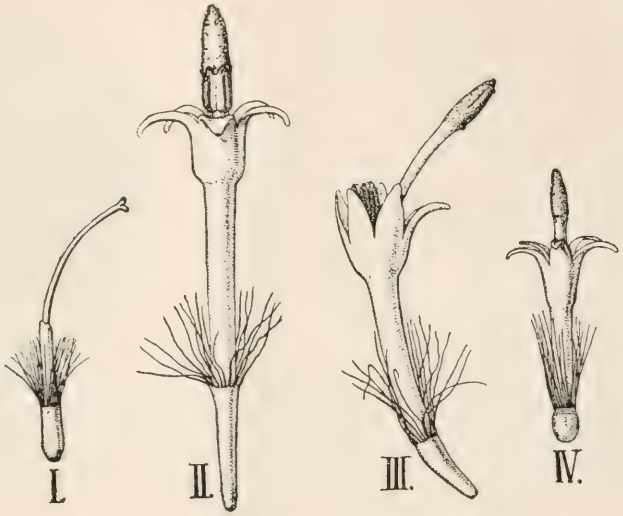


Fig. 33.
Petasites niveus.

I Weibliche Blüte (aus einem weiblichen Blütenkopf).

II Männliche Blüte, bei welcher der Griffel die Staubblattröhre gerade durchwächst.

III Ältere männliche Blüte.

IV „Honigblüte" aus einem männlichen Blütenkopf.

Auch sonst dürften bei den Compositen die Anschauungen, welche der Pflanze eine ängstliche Sparsamkeit in der Verwendung von Baumaterialien zuschreiben, kaum zutreffen.

Zum Beleg dafür seien die Blütenverhältnisse von *Petasites niveus*, deren Inflorescenzen oben erwähnt wurden, kurz geschildert[113]). Die untersuchten Blütenstände waren diözisch, die weiblichen viel unansehnlicher als die männlichen, was für die Einzelköpfchen durch die Vergleichung der unscheinbaren weiblichen Blüten (Fig. 33, I) mit den viel stattlicheren männlichen (Fig. 33, II) leicht ersichtlich ist. Es haben aber auch die männlichen Blüten noch einen Pappus, obwohl dieser hier gänzlich überflüssig ist. In den weiblichen Blüten sind die Fegehaare des Griffels, welche in den männlichen

113) Vgl. Uexküll-Gyllenband a. a. O. und die dort aufgeführte Literatur.

den Pollen herausfegen, nur noch als kleine Papillen angedeutet, es fehlt auch die Anschwellung des Griffels unterhalb der Narben, welche beim Herausfegen des Pollens gleichfalls eine Rolle spielt (Fig. 33, III).

Diese Verschiedenheiten sind also im Gegensatz zu dem Verhalten des Pappus teleologisch verständlich, ebenso wie die Tatsache, dass in den männlichen Blüten die Griffeläste sich meist nicht ausbreiten.

In den weiblichen Blütenköpfen finden sich im Zentrum noch einige wenige „Honigblüten“ (Fig. 33, IV) mit tauben Antheren, aber verhältnismäßig großen Honigdrüsen. Sie haben größere Korollen als die weiblichen Blüten und, obwohl sie steril sind, einen Pappus. Es ist also klar, dass alle diese Blüten sich von einer mit Pappus versehenen Zwitterblüte ableiten, dass die weiblichen Blüten wie sonst an der Peripherie der Köpfchen auftraten, bei den einen aber (mit Ausnahme der Honigblüten) eine Verweiblichung eintrat, während bei den anderen die Ausbildung weiblicher Randblüten ebenso unterdrückt wurde, wie dies z. B. bei *Senecio vulgaris* der Fall ist, zu dessen Verhalten die Blütenköpfe von *S. silvaticus* mit wenig auffallenden, eingerollten Randblüten einen Übergang bilden. Bei *Matricaria inodora* fanden sich Stöcke mit wohl entwickelten und solche mit rückgebildeten Randblüten. Wir werden also zweierlei Compositen mit ausschließlicher Röhrenblütenbildung zu unterscheiden haben: solche, bei denen dies Verhalten primitiv ist und solche, bei denen es auf Verkümmerung von Randblüten beruht.

Filago arvensis. Die kleinen Blütenköpfchen dieser Composite haben im Zentrum einige Zwitterblüten, die umgeben sind von einer größeren Anzahl weiblicher Blüten, die hier also nicht nur als Randblüten auftreten, sondern gegen die Mitte des Blütenstandes hin vorgedrungen sind. Sie sind mit einer sehr unscheinbaren, röhrenförmigen Blumenkrone versehen, welche meist drei-, zuweilen vierzipfelig ist.

Die Pflanze ist dadurch von Interesse, dass schon die Anlagen der beiderlei Blüten auffällig voneinander unterschieden sind.

Ein junges Blütenköpfchen, dessen Blütenanlagen noch ganz ungegliedert sind, in der Oberflächenansicht (vgl. die Fig. 34 links), zeigt nämlich, dass die annähernd halbkugeligen Höcker, welche zu weiblichen Blüten werden, von Anfang an viel kleiner sind als die, welche sich zu Zwitterblüten entwickeln. Es ist also von vornherein die sexuelle Ausbildung bestimmt; der geringere Materialaufwand, welchen eine weibliche Blüte gegenüber einer Zwitterblüte erfordert, spricht sich schon in der ersten Anlage der Blüten aus. Kein Wunder, dass dann auch die Anlegung der Staubblätter in den weiblichen Blüten vollständig

unterbleibt. Sie sind auch in späteren Entwickelungsstadien bedeutend schwächer als die Zwitterblüten; ihre Fruchtknotenwand z. B. ist schmächtiger als die der letzteren. Die ersten weiblichen Blüten stehen noch in den Achseln von Deckblättern, die späteren sind, ebenso wie die Zwitterblüten, ganz deckblattlos. Ihren Griffeln fehlen (von kleineren Papillen abgesehen) die Fegehaare, welche in den Zwitterblüten gut entwickelt sind. Die Haare entstehen verhältnismäßig spät. Ihre Entwickelung ist wahrscheinlich bedingt, durch Vorgänge, die sich in den Staubblättern abspielen, vielleicht durch bestimmte Stoffwechselprodukte, welche als Reiz wirken. Diese Annahme einer kausalen Beziehung zwischen Staubblattausbildung und Griffelgestaltung kann an anderen Compositen als an der wegen der Kleinheit der Blüten dazu sehr wenig geeigneten *Filago* viel-

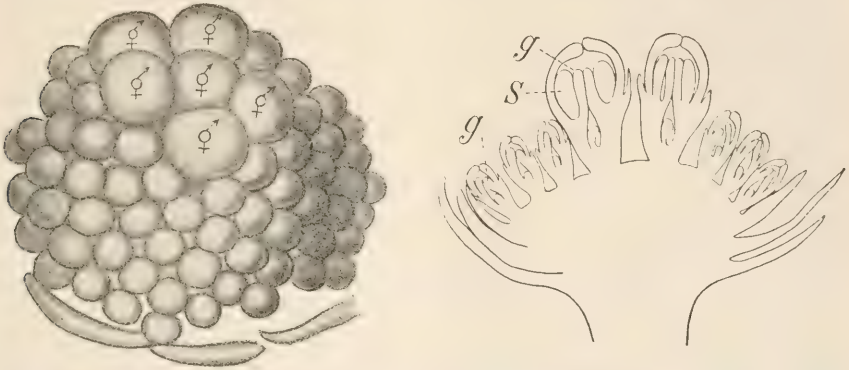


Fig. 34. *Filago arvensis.* Links junger Blütenstand schief von außen gesehen. Die kleineren Höcker werden zu weiblichen, die größeren zu Zwitterblüten (♂/♀). Rechts Längsschnitt durch einen älteren Blütenkopf. In der Mitte zwei Zwitterblüten (*g* Griffel, *s* Staubblätter). Außen weibliche Blüten. Die Staubblattanlagen sind ganz unterdrückt.

leicht auch experimentell geprüft werden. Sie würde verständlich erscheinen lassen, weshalb die Bildung der Fegehaare an den weiblichen Blüten unterbleibt.

Im übrigen dürfte aus dem oben Mitgeteilten hervorgehen, dass Correns[114]) recht hat, wenn er sagt, „der Ort in der Inflorescenz entscheidet wohl nur dadurch über die Natur der Blüte, dass er die Entwickelungsbedingungen günstiger oder ungünstiger gestaltet, und zwar entstehen bei günstiger Ernährung die zwitterigen, bei ungünstiger die eingeschlechtigen, männlichen oder weiblichen Blüten". Dass bei männlichen Blüten dieser Umstand sich nicht wie bei den soeben geschilderten weiblichen von *Filago* von vornherein in der Größe des Blütenhöckers geltend machen wird, liegt

114) Correns, Zur Kenntnis der Geschlechtsformen polygamer Blütenpflanzen und ihrer Beeinflussbarkeit (Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. XLIV (1907), p. 142.

darin begründet, dass für die Bildung der fünf Staubblätter ein beträchtliches Zellenmaterial erforderlich ist und dass in den männlichen Blüten ja auch die beiden Fruchtblätter noch angelegt werden.

Ein geeignetes Material für die Vergleichung von männlichen und Zwitterblüten bietet z. B. *Dimorphotheca pluvialis*. Bei dieser mit *Calendula* verwandten Pflanze sind die Randblüten weiblich (haben aber im Gegensatz zu *Calendula* noch deutliche Staubblattrudimente), dann kommen Zwitter- und schließlich männliche Blüten. Eine erhebliche Größenverschiedenheit zwischen den ersten Anlagen der beiden letzteren war nicht festzustellen, was aus den oben angeführten Gründen auch nicht verwunderlich ist. Die männlichen Blüten zeigen sogar noch die Anlage der Fruchtknotenhöhle und (wenigstens in manchen Fällen) die ersten Andeutungen einer Samenanlage. Sie stehen also den Zwitterblüten noch recht nahe; „erspart" wird bei ihnen eigentlich nur die, bei den Compositen verhältnismäßig kleine Samenanlage, eine wesentliche Verschiedenheit in der Größe der Blütenanlage ist also nicht zu erwarten. Übrigens wird man zu unterscheiden haben zwischen den Faktoren, welche die erste Anlage, und denen, welche die weiteren Schicksale der Blüte bedingen. Wie oben erwähnt wurde, ist z. B. die (erst verhältnismäßig spät eintretende) Leitbündelversorgung der weiblichen Blüten von *Calendula* eine ausgiebigere als die der männlichen, obwohl letztere massiger angelegt werden als erstere.

Wenn wir die Ausbildung der Blumenkrone bei den weiblichen Compositenblüten ins Auge fassen, so können wir die Verschiedenheit, welche sich dabei geltend macht, bildlich auf den Kampf zweier „Tendenzen" zurückführen.

Die eine sucht (wie bei vielen anderen Pflanzen) die Blumenkrone zu hemmen gegenüber der der Zwitterblüten resp. der der männlichen. Diese (mit der Hemmung der Staubblattbildung im Zusammenhang stehende) Verminderung der Korollengröße kann bis zum fast vollständigen Verschwinden der Korolle gehen. Die andere sucht sie zu vergrößern. Letztere Tendenz ist in der Stellung der weiblichen Blüten am Rande begründet, sie war bei den betreffenden Formen wahrscheinlich schon vorhanden, als die Randblüten noch zwitterig waren, hängt also mit dem Weiblichwerden nicht direkt zusammen und ist demgemäß auch nicht immer mit ihm verbunden.

Dass zwei solcher „Tendenzen" vorhanden sind, konnten wir auch entwickelungsgeschichtlich nachweisen. Wir sahen, dass z. B. bei *Calendula* die weiblichen Blüten zunächst in der Entwickelung ihrer Blumenkrone gegenüber den männlichen auffällig zurückbleiben, während später dann ein ausgiebiges Wachstum der ersteren einsetzt.

Andere Compositen mit „strahlenden" Randblüten verhalten sich, soweit meine Untersuchungen reichen, ebenso. Z. B. *Helian-*

thus, dessen Randblüten später so auffallend große Korollen haben. Auch die sterilen Randblüten von *Centaurea Jacea* bleiben den fertilen gegenüber zunächst erheblich zurück. Man könnte auch hierin eine Ähnlichkeit der Blütenköpfe der Compositen mit Einzelblüten sehen. Auch bei diesen ist ja die Entwickelung der Blumenkrone in den ersten Stadien gegenüber der der Staub- und Fruchtblätter oft (z. B. bei den Cruciferen) auffallend gehemmt.

Auch bei den Compositen bleiben, wenn der „Randfaktor" wegfällt, die Blumenkronen der weiblichen Blüten erheblich kleiner als die der Zwitterblüten.

Worin das X, welches wir als Randfaktor bezeichnet haben, besteht, bedarf selbstverständlich einer eingehenden Untersuchung, auch wenn wir es als „Exotrophie" bezeichnen würden, wäre damit nur ein anderer Name für die in ihrer Bedingtheit derzeit unbekannte Erscheinung gewonnen.

Immerhin liegen auch jetzt schon Anhaltspunkte für die Annahme vor, dass die Ernährungsverhältnisse am Rande des Blütenkopfes der tubulifloren Compositen andere sind als weiter innen. Bei den ligulifloren Compositen ist dies offenbar nicht der Fall. Wenigstens fand ich weder bei *Sonchus oleraceus* noch bei *Crepis succisifolia* (den einzigen daraufhin untersuchten Ligulifloren) eine Verschiedenheit zwischen der Entwickelung der Rand- und der inneren Blüten. Dass bei „gefüllten" Blütenköpfen von tubulifloren Compositen auch weiter nach innen liegende Blüten die Ausbildung der Randblüten annehmen können, ist kein Grund gegen die Annahme, dass diese durch ihre Stellung zu der für sie eigentümlichen Ausbildung gelangt seien; es handelt sich bei der Füllung um eine Vermehrung einer schon vorhandenen Blütenform, nicht um ihre Entstehung.

Zusammenfassung.

1. Bei diözischen Pflanzen sind sekundäre Sexualcharaktere in der Gesamtgestaltung männlicher und weiblicher Pflanzen nicht immer wahrnehmbar. Wo dies der Fall ist, sind die männlichen Pflanzen meist kleiner und schwächlicher als die weiblichen, um so mehr, je früher die Anlegung der männlichen Sexualorgane erfolgt. Diese ist dadurch möglich, dass die männlichen Organe geringere Ansprüche an Baustoffe machen als die weiblichen.

2. Dasselbe Prinzip zeigt sich bei monözischen Pflanzen. Die Pflanzenteile, welche die männlichen Organe tragen, sind die weniger kräftig ernährten. Dies tritt z. B. deutlich hervor bei den männlichen Blütenständen der Umbelliferen (die außer männlichen auch Zwitterblüten haben), namentlich aber auch bei Pflanzen, die männliche und weibliche Blüten besitzen.

Dabei wird eine anatomische Differenzierung am ehesten dort zu erwarten sein, wo postfloral eine Weiterbildung in den die weiblichen Organe tragenden Pflanzenteilen nicht eintritt (Farnprothallien, *Zea Mais* und andere Monokotylen, *Begonia*). Bei dikotylen Pflanzen ist dementsprechend der Bau der männlichen und weiblichen Inflorescenzachsen präfloral oft nicht verschieden. Eine ausgiebigere Ernährung der weiblichen Blüten wird nicht nur durch die postflorale Weiterentwickelung der tragenden Achsen, sondern in manchen Fällen auch durch die geringere Anzahl der weiblichen Blüten ermöglicht (z. B. *Mercurialis perennis*). Dasselbe gilt für die Makrosporangien heterosporer Pteridophyten.

Die eigenartigen Verhältnisse, wie sie z. B. bei *Selaginella rupestris* sich finden, sind nicht als eine Annäherung an die Samenbildung, sondern als eine durch das Überwiegen vegetativer Vermehrung existenzfähige Rückbildung zu betrachten.

3. Den Zwitterblüten gegenüber sind sowohl die männlichen als die weiblichen als die mit geringerem Aufwand von Baumaterialien zustande gekommenen zu betrachten. Am auffälligsten spricht sich dies aus bei einigen Compositen, bei denen schon von vornherein die Vegetationspunkte, aus denen weibliche Blüten hervorgehen, beträchtlich kleiner sind als die, welche Zwitterblüten werden. Bei solchen Blüten sind die Anlagen der Staubblätter ganz unterdrückt, während sie bei verwandten Formen noch auftreten können, eine Tatsache, welche die Annahme unterstützt, dass auch in anderen Fällen, in welchen die Verkümmerung des einen Geschlechtes in diklinen Blüten eine vollständige ist, doch diese Blüten sich von Zwitterblüten ableiten. In anatomischer Beziehung spricht sich im Bau des Blütenstiels bei manchen Umbelliferen an den männlichen Blüten eine „Unterernährung“ gegenüber den Zwitterblüten aus.

4. Bei getrenntgeschlechtigen Blüten kann ein Dimorphismus auftreten im Bau des Blütenstiels (vgl. unter 2) und in der Gestaltung der Blütenhülle. Es handelt sich hier verhältnismäßig selten um qualitative Verschiedenheiten (so z. B. bei *Catasetum*), meist um eine Größenverschiedenheit in der Ausbildung der Blütenhüllen.

So haben die weiblichen Blüten von *Melandryum album* einen kräftiger entwickelten Kelch als die männlichen, und bei den weiblichen Blüten der Kokospalme ist die ganze Blütenhülle größer als die der männlichen. Sehr häufig aber zeigen die weiblichen Blüten eine geringere Ausbildung der Blütenhülle als die männlichen. So bei den Urticaceen und vielen sympetalen Dikotylen, unter denen viele Compositen nur scheinbar eine Ausnahme machen. Schon die Tatsache, dass diese Verschiedenheit der Blütenhülle auch bei windblütigen Pflanzen vorkommt, bei denen es sich nicht um einen „Schauapparat“ handelt, macht für die Formen, bei

denen die männliche Blüte eine größere Blumenkrone als die weibliche hat, die Annahme von H. Müller, dass dadurch Sicherung der Kreuzbefruchtung bewirkt werde, unwahrscheinlich. Eine Korrelation besteht offenbar nicht nur zwischen der Entwickelung der Staubblätter und der Blütenhülle, sondern auch zwischen Staubblattentwickelung und Griffelgestaltung.

5. Was die Frage anbetrifft, ob die männlichen oder die weiblichen Blüten sich stärker von dem ursprünglichen Typus (der Zwitterblüte) entfernt haben, so war sie verschieden zu beantworten. Bei den Urticaceen, Valerianaceen und Compositen erschienen die weiblichen Blüten stärker verändert als die männlichen, bei den Begoniaceen sind sie als die konservativeren zu betrachten. Dasselbe ergab sich für die Archegonienstände der Marchantiaceen und mancher Laubmoose.

Die kürzere Lebensdauer der männlichen Blüten gegenüber den weiblichen spricht sich in manchen Fällen (Urticaceen, Euphorbiaceen) von vornherein schon darin aus, dass der Blütenstiel mit einer Abbruchstelle ausgestattet ist. Die Ausstattung weiblicher Blüten mit besonderen Schutzapparaten und Einrichtungen zur Fruchtverbreitung (vgl. den merkwürdigen Fall von *Xanthium*) wird ermöglicht durch die (den männlichen Blüten gegenüber) reichere Ausstattung mit Baumaterialien, welche den weiblichen Blüten und Blütenständen in verschiedener Weise ermöglicht wird. Eine große Anzahl von Gestaltungsverhältnissen bei verschiedenen Pflanzen lässt sich so unter einen einheitlichen Gesichtspunkt bringen.

Experimentelle Untersuchungen über die Fortpflanzungsverhältnisse der Daphniden (Simocephalus vetulus und Moina rectirostris var. Lilljeborgii).

Von Dr. Georg Papanicolau.
(Aus dem zoolog. Institut München.)

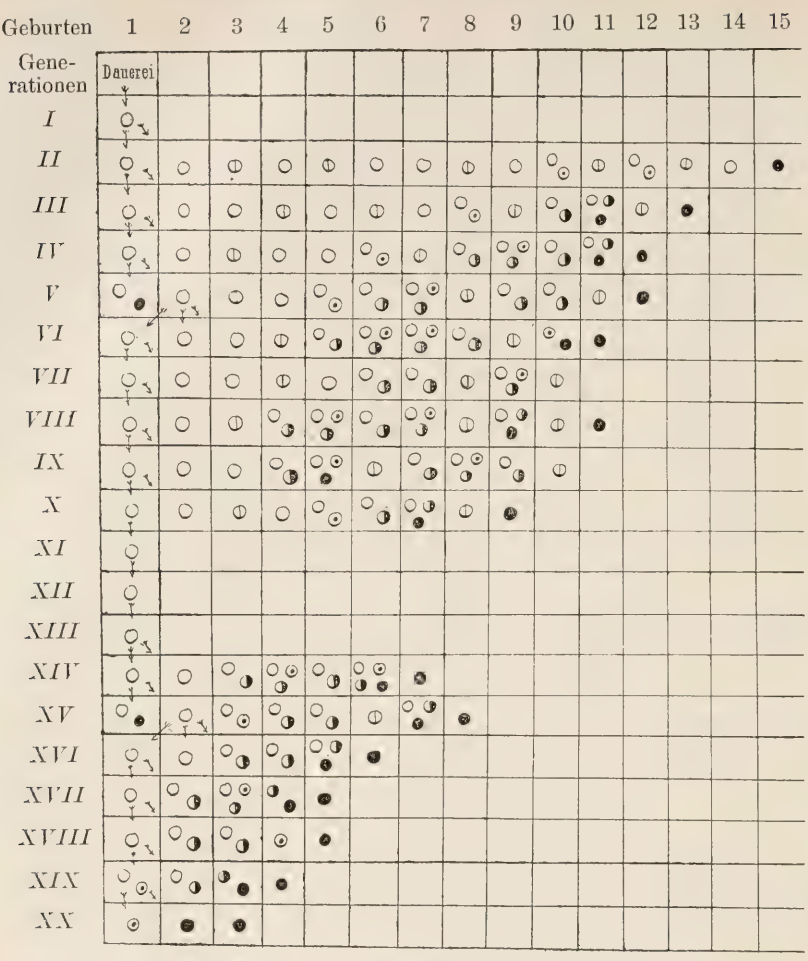
(Fortsetzung.)

III. Fortpflanzungsverhältnisse unter natürlichen Kulturbedingungen.

Bevor ich mich zur Besprechung der Frage wende, inwieweit künstliche Eingriffe einen Einfluss auf den Fortpflanzungsmodus ausüben können, werde ich eine genauere Analyse des Fortpflanzungsvorgangs unter natürlichen Kulturbedingungen geben, weil er bis jetzt nur unvollkommen dargestellt worden ist.

a) Übergang von der Parthenogenesis zur Gamogenesis im Verlauf eines Zyklus.

Unter Zyklus versteht man die ganze Aufeinanderfolge der Geburten und Generationen, die im Leben einer Kolonie von dem



Tafel I.

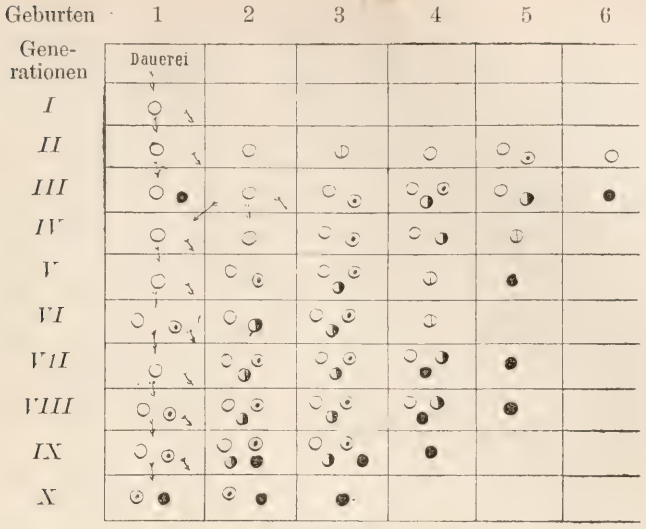
Genealogie der Hauptkultur von *Simocephalus* (Sa) in der Zimmertemperatur[4]).

Moment ihrer ersten Entwickelung aus Dauereiern bis zur neuen Dauereibildung auftreten.

Dieser Zyklus der verschiedenen Daphnidenkolonien war bis jetzt von allen früheren Forschern sehr einfach beschrieben worden. Es sollten erst einige parthenogenetische Generationen auftreten, dann eine Zahl von gamogenetischen und damit die Erschöpfung und der natürliche Tod der Kolonie. Man hat trotzdem die Tat-

4) Aus jeder Generation sind 3—10 Tiere gezüchtet: hier ist das Gesamtresultat gegeben. Die Tiere der XI., XII. und XIII. Generation sind vor allem in Massenkulturen gehalten worden; deshalb fehlt ihre Genealogie.

Erklärung der Zeichen am Schluss der Arbeit.



Tafel II.

Hauptkultur von *Moina* (Ma) aus einem ausgetrockneten Dauerei in der Zimmertemperatur gezüchtet[4a].

sache erkannt, dass sowohl den ersten parthenogenetischen Generationen einige Männchen und Ephippialweibchen, wie auch den letzten, gamogenetischen, einige parthenogenetische Weibchen sich beimischen können. Es ist nun sehr interessant und durch meine Untersuchungen mit Sicherheit bewiesen, dass die Ephippialweibchen und die Männchen, die in den ersten parthenogenetischen Generationen auftreten, aus späteren Geburten stammen, dass sie metatoke[4b] Tiere sind, während umgekehrt die parthenogenetischen der letzten Generationen aus den ersten Geburten stammen, proterotoke Tiere sind. Wenn man durch eine zweckmäßige Selektion immer nur proterotoke Tiere weiter kultiviert, kann man eine große Reihe von parthenogenetischen Generationen züchten. Bei *Simocephalus* z. B. (Kultur Sa) habe ich 18 parthenogenetische Generationen von proterotoken Tieren erzielt, ohne ein Männchen oder ein Ephippialweibchen zu beobachten (s. Tafel I), und bei *Moina* (Kultur Ma) beträgt die Zahl 5 (s. Tafel II), während nach den Angaben Weismann's sowohl bei *Simocephalus* wie bei *Moina* die Gamogenesis schon mit der zweiten Generation beginnen soll.

4a) Aus jeder Generation sind 3—10 Tiere gezüchtet: hier ist das Gesamtresultat angegeben.

Erklärungen der Zeichen siehe Schluss der Arbeit.

4b) Zur Vereinfachung der Ausdrucksweise werde ich hier die aus den ersten, mittleren und späteren Geburten stammenden Tiere proterotoke, mesotoke und metatoke, die aus den ersten, mittleren und späteren Generationen proterogene, mesogene und metagene nennen.

Wenn man dagegen meso- und metatoke Tiere weiter kultiviert, erhält man schon sehr frühzeitig Männchen und Ephippialweibchen. Bei *Simocephalus* (Tafel I) sieht man, dass schon in der zweiten Generation Männchen aus der zehnten Geburt, in der dritten Generation Männchen aus der achten, Ephippialweibchen aus der zehnten Geburt hervorgegangen sind. Ähnliches gilt für *Moina* (Tafel II), wo die ersten Männchen der zweiten Generation, aber der fünften Geburt, die ersten Ephippialweibchen der dritten Generation und der vierten Geburt entstammen. Dasselbe kann ich von allen übrigen Kulturen von *Simocephalus* und *Moina* sagen: überall traten die ersten gamogenetischen Tiere schon in den ersten Generationen, aber nur bei späteren Geburten auf, während die proterotoken Tiere in einer langen Reihe von Generationen eine starke Tendenz zur Parthenogenesis zeigten.

b) Tiere der ersten Generation.

Nur die aus Dauereiern stammenden Tiere der ersten Generation scheinen in der Regel parthenogenetische Weibchen zu sein, aber nicht ohne Ausnahme. Wie Woltereck angibt (11), hat schon sein Schüler von Scharffenberg, der übrigens auch die Zunahme der Tendenz zur Gamogenesis von Geburt zu Geburt bestätigte, einen Fall beobachtet, wo eine *Daphnia pulex* der ersten Generation, nach Produktion einer größeren Anzahl von parthenogenetischen Bruten, Dauereier bildete.

c) Reihenfolge beim Auftreten der Männchen und Ephippialweibchen.

Eine zweite, sehr interessante Erscheinung ist, dass die Männchen im Verlaufe eines jeden Zyklus vor den Ephippialweibchen auftreten. Das sieht man schon sehr deutlich aus den Tafeln I u. II, aber noch besser ist es in Massenkulturen zu beobachten, da bei Einzelkulturen öfters individuelle Störungen eintreten. Denn man muss die Sache nicht so verstehen, als ob jedes Tier erst parthenogenetische Weibchen, dann Männchen und zuletzt Ephippialweibchen hervorbringen müsste, vielmehr sind bei den Einzeltieren alle Komplikationen möglich. Deshalb tritt bei Massenkulturen diese Tatsache deutlicher in Erscheinung. So habe ich z. B. in einer Massenkultur von *Moina* (Mc), die ich in einem größeren Glas am 8. August 1909 mit einem aus einem ausgetrockneten Dauerei gezüchteten Stammtier anlegte, die ersten Männchen am 23. August, die ersten Ephippialweibchen am 2. September beobachtet. Dieses frühzeitige Auftreten der Männchen ist sehr zweckmäßig, da die Befruchtung vor der Ablage der Dauereier stattfinden muss.

d) Metatoke Tiere.

Eine dritte, ebenso wichtige Erscheinung ist, dass die Tiere der letzten Geburt äußerst schwache, öfters sterile und abnorme Tiere sind und meistens in ihren ersten Entwickelungsstadien absterben, viele schon im Brutraum des Muttertieres, andere nach der Geburt, und dass nur wenige die Geschlechtsreife erreichen. Dieselbe Degeneration zeigen in geringerem Maße auch die metatoken Tiere der mittleren und späteren Generationen. Die Weibchen erreichen öfters die Geschlechtsreife und bilden sowohl Dauereier als Subitaneier (auch Sterilität ist bei ihnen sehr häufig); ihre Nachkommen zeigen aber immer stärkere Degenerationserscheinungen und gehen, wenn die Tiere unter denselben Bedingungen bleiben, nach wenigen Generationen zugrunde. Durch verbesserte Kulturbedingungen (extreme Reinlichkeit, reichliche und frische Nahrung) kann man die Tiere etwas auffrischen und längere Zeit am Leben erhalten; es ist aber unmöglich, sie auf das Niveau der proterotoken Tiere zu bringen.

e) Einteilung.

Wenn wir nun das bis jetzt Gesagte zusammenfassen, so können wir im Ablaufe eines Zyklus drei verschiedene Phasen unterscheiden: die erste, welcher proterogenotoke Tiere angehören, besteht ausschließlich aus parthenogenetischen Weibchen; der zweiten gehören die mesogenotoken Tiere an, welche sowohl parthenogenetische Weibchen als auch Männchen und Ephippialweibchen sind; die dritte Phase bezeichnen die metagenotoken Tiere, welche ebenfalls gamogenetische oder auch parthenogenetische, aber dabei äußerst schwache und degenerierte Individuen sind.

Diese Einteilung ist in den Tafeln I u. II gegeben, wo die parthenogenetischen Weibchen mit ○, die Männchen mit ⊙, die Ephippialweibchen mit ◑ und die degenerierten Tiere mit ● bezeichnet sind.

Das Bild, das ich hier gegeben habe, betrifft den Zyklus im ganzen und nicht die Einzeltiere, bei welchen alle Komplikationen möglich sind. Als Regel kann aber gelten, dass parthenogenetische Weibchen, die von einem Muttertier nach der Erzeugung von Männchen und Ephippialweibchen zur Welt gebracht worden sind, eine starke Minderung an Vitalität zeigen und, auch unter den besten Bedingungen, niemals mehrere Generationen hindurch gezüchtet werden können.

f) Spezifische Färbung der Eier.

Im engen Zusammenhang mit den oben geschilderten Vorgängen steht eine merkwürdige Eigentümlichkeit der *Moina*, die spezifische Färbung ihrer Eier. Dass ihre Dauereier ziegelrot sind,

war schon seit lange bekannt; dass aber ihre Subitaneier verschiedene Färbungen besitzen, welche mit großer Regelmäßigkeit nacheinander auftreten und in Zusammenhang mit den Fortpflanzungsverhältnissen stehen, war bis jetzt nicht beobachtet, und es ist überhaupt bei keiner anderen Daphnidenart eine analoge Erscheinung beschrieben worden. Die Ursache liegt vielleicht darin, dass keiner von den früheren Daphnidenzüchtern eine Kolonie vom Anfang bis zum Ende des ganzen Zyklus mit Berücksichtigung möglichst vieler Generationen und Geburten gezüchtet hat. Die meisten haben als Stammtiere parthenogenetische Weibchen unbekannter Genealogie angewandt; und diejenigen, die Dauereier züchteten, haben deren Nachkommenschaft nicht bis zu ihrer letzten Entfaltung verfolgt. Deshalb sind auch andere wichtige Tatsachen, wie die oben erwähnte Verteilung der Fortpflanzungstätigkeit im Gesamtbild eines Zyklus bis jetzt vollkommen unbekannt geblieben. Vielleicht ist aber auch diese spezifische Färbung eine Eigentümlichkeit der *Moina rectirostris* und speziell der var. *Lilljeborgii*, so dass sie bei Experimenten mit anderen Arten nicht beobachtet werden kann. Das ist auch deshalb sehr wahrscheinlich, weil bei *Simocephalus retulus* eine so ausgeprägte spezifische Färbung nicht vorhanden ist. Immerhin kommt bei dieser Art eine Verfärbung der grünen Subitaneier der protero- und mesogenotoken Tiere bis zu der trüben Farbe der Subitaneier der metagenotoken Tiere vor. Als eine Übergangsfarbe ist manchmal braun zu konstatieren, das übrigens für die Dauereier von *Simocephalus retulus* charakteristisch ist.

Bei *Moina* dagegen sind die Verhältnisse ganz anders: Die Subitaneier der proterogenotoken Tiere, die sonst, wie schon früher gesagt, eine große Tendenz zur Parthenogenesis zeigen, sind violett gefärbt. Die Subitaneier der mesogenotoken Tiere bilden den Übergang von Violett zu einem Blau, welches charakteristisch für diese zweite Phase ist. Bei den metagenotoken Tieren beginnt dagegen eine langsame Entfärbung der Eier, die mit einer Trübung Hand in Hand geht, wie sie für solche Eier charakteristisch ist, deren Nachkommen ihre Lebensenergie vollkommen eingebüßt haben.

Bei einer näheren Betrachtung kann man nun feststellen, dass aus den violetten Eiern vorwiegend parthenogenetische Weibchen, aus den violett-blauen Eiern hauptsächlich Männchen, aus den blauen Eiern in der Mehrzahl Ephippialweibchen, aus den trüben Eiern degenerierte Nachkommen entstehen. Folgende Statistik, die aus verschiedenen *Moina*-Kulturen zusammengestellt ist, gibt genaue Zahlen:

Aus 538 violetten Eiern, deren Nachkommen ich bis zur Geschlechtsreife verfolgt habe (Zimmertemperatur), entstanden: 485 parth. ♀, 53 ♂, d. h. 90,14% parth. ♀ zu 9,86% ♂.

Aus 322 violett-blauen Eiern entstanden 103 parth. ♀, 167 ♂, 52 Ephippialweibchen, d. h. 31,98% parth. ♀ : 51,86% ♂ : 16,16% Ephippialweibchen.

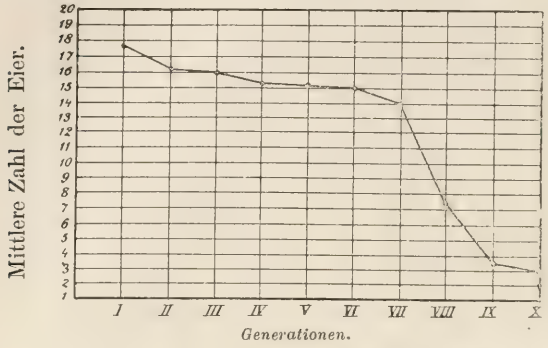
Aus 273 blauen Eiern stammten: 25 ♂ (8,96%), 190 Ephippialweibchen (68,20%), und 58 degen. ♀ (22,84%).

204 trübe Eier lieferten 63 degen. ♂ (30,88%) und 141 degen. ♀ (69,12%).

Auch hier sind die Verhältnisse wiederum nicht so aufzufassen, als ob jedes parthenogenetische Weibchen erst violette, dann violettblaue, später blaue und endlich trübe Eier bilden müsste, sondern man begegnet im einzelnen allen möglichen individuellen Verschiedenheiten. Das Bild, das ich oben gegeben habe, betrifft den Zyklus der Tiere insgesamt und nicht jedes einzelne Individuum. Trotzdem gibt es einige Regelmäßigkeiten, die man in jedem Fall bestätigen kann. Man wird nämlich niemals bei einem und demselben Tier bei dem Auftreten der verschiedenen Färbungen eine der oben beschriebenen entgegengesetzte Reihenfolge beobachten. Erst trübe und dann violette oder blaue, oder erst blaue und dann violette Eier habe ich in keinem Fall bei einem und demselben Tier, natürlich bei konstanten äußeren Bedingungen, beobachten können. Häufig kann dagegen bei einem einzelnen Tier irgendeine Stufe ausfallen. So herrscht bei Beginn der Eibildung in den ersten Generationen gewöhnlich die violette Farbe vor und geht dann entweder direkt, oder unter Dazwischentreten von Blau, in den trüben Habitus über. Bei mittleren Generationen sind sämtliche Färbungen häufiger, und nicht selten kann man alle Übergänge an einem und demselben Tier beobachten, während bei späteren Generationen die Eibildung mit einer blauen oder trüben Färbung beginnen kann. Eine Störung in diesem einfachen Prozess durch das Auftreten anderer Färbungen ist nicht ausgeschlossen, aber jedenfalls sehr selten und in den Fällen, die ich beobachtet habe, nur auf degenerierte Tiere der letzten Phase beschränkt. So habe ich z. B. 4 Fälle mit grauen, 3 mit blaugrünen und 1 mit ziegelroten Eiern gesehen, den letzten Fall unter Umständen, die ich unten erwähnen werde.

Wie sich an zerquetschten Eiern feststellen lässt, sind diese Färbungen auf die Dotterkugeln beschränkt. Am stärksten sind sie ausgeprägt bald nach dem Übertreten der Eier vom Ovarium in den Brutraum, während mit dem Anfang der Entwickelung eine langsame Entfärbung beginnt, so dass in einem oder zwei Tagen keine Spur von der ursprünglichen Färbung wahrzunehmen ist, was den Nachweis dieser spezifischen Färbung noch schwieriger macht, besonders in Wärmekulturen, wo die Entwickelung viel schneller vor sich geht. Zu beachten scheint mir der Umstand, dass die Aufeinanderfolge dieser Färbungen bei den *Moina*-Eiern eine ge-

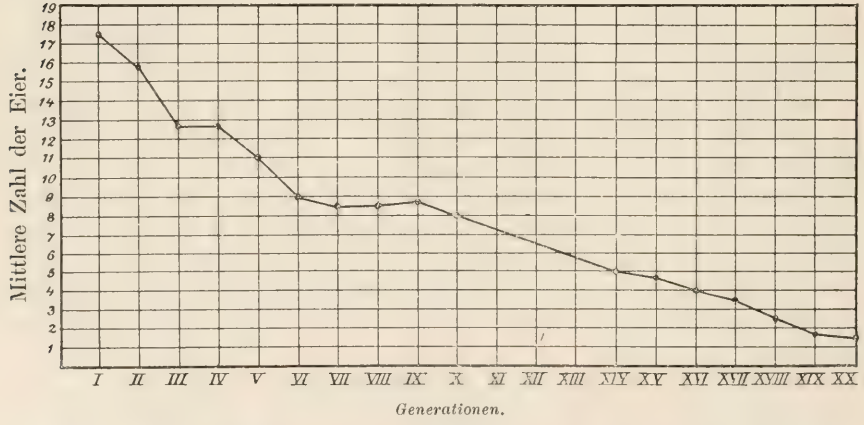
wisse Übereinstimmung mit der Verteilung der Farben im Sonnenspektrum aufweist. So sind. z. B. violett und rot zwei Extreme im Spektrum, während blau einem mittleren Teil des Spektrums entspricht. Das gilt auch für die *Moina*-Eier: am Anfang des Zyklus herrscht die violette Färbung, in der mittleren Periode die blaue vor; und erst später, am Ende des Zyklus, kommt bei der Bildung der Dauereier auch die rote Farbe zum Vorschein.



Tab. 1. Zahl der Eier bei *Moina* (Ma) nach Generationen gerechnet.

g) Zahl der Eier.

Die Zahl der Eier habe ich in den Kulturen Ma und Sa in doppelter Weise berechnet: erstens nach Generationen und zweitens nach Geburten (Gesamtzahl der Eier jeder Generation oder Geburt durch die Zahl der Fälle dividiert). Die Resultate sind in den Tabellen 1, 2, 3 und 4 in der Form von Kurven angegeben.

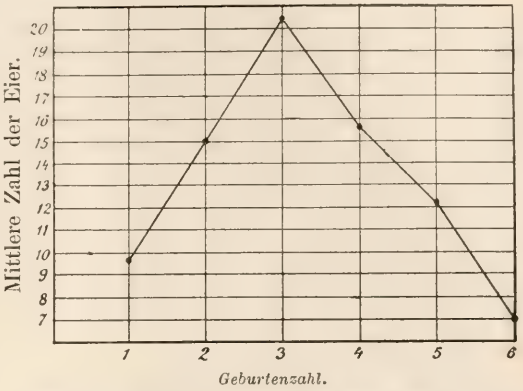


Tab. 2. Zahl der Eier bei *Simocephalus* (Sa) nach Generationen gerechnet.

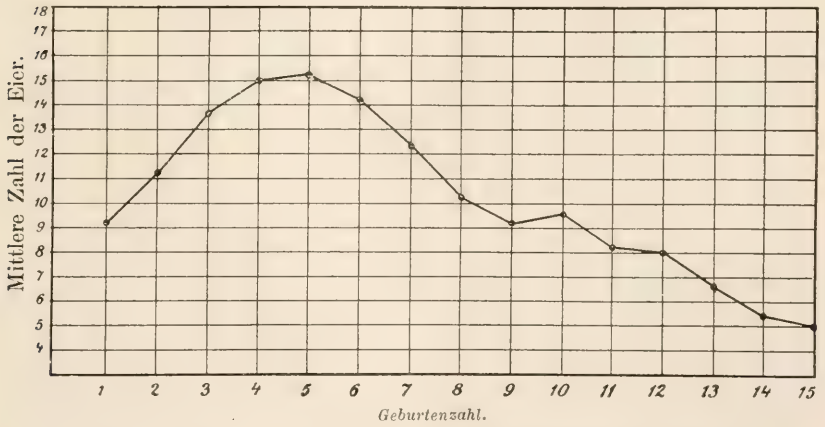
Aus der Betrachtung dieser Tabellen geht hervor, dass die Zahl der Eier sowohl bei *Simocephalus* als bei *Moina* von Generation zu Generation stetig abnimmt, während sie von Geburt zu Geburt erst eine Zunahme erfährt und dann wieder zurückgeht, wobei *Simocephalus* die größte Zahl der Eier in dem fünften Gelege, *Moina* in dem dritten aufweist.

Die Abnahme der Zahl der Eier von Generation zu Generation, die auch bei Massenzüchtung gut zu verfolgen ist, war schon von Stingelin (13) festgestellt worden, der eine Massenkultur von *Daphnia pulex* in einem Aquarium des zoologischen Instituts von Basel untersuchte.

Stingelin beobachtete, dass die Tiere am Anfang des Sommers besonders groß (2,5 mm) waren und viele Eier produzierten. Im Juli und August bemerkte er die erste gamogenetische Periode, wobei die übrig bleibenden parthenogenetischen Weibchen 2,2 mm groß waren und 5—8 Eier produzierten. Im September verschwanden die gamogenetischen Tiere allmählich. Die Männchen hatten eine Größe von 1,5—2,0 mm. Die parthenogenetischen Weibchen bildeten 2—4 Eier. Anfang November begann die zweite



Tab. 3. Zahl der Eier bei *Moina* (Ma) nach Geburten gerechnet.



Tab. 4. Zahl der Eier bei *Simocephalus* (Sa) nach Geburten gerechnet.

und letzte gamogenetische Periode, bei welcher die Ephippialweibchen eine Mittel- größe von 1,5 mm hatten.

Aber der eigentümliche auf- und absteigende Verlauf der Zahlenkurve der Eier von Geburt zu Geburt, die nur bei Einzelkulturen zu verfolgen ist, ist bis jetzt nicht beschrieben worden.

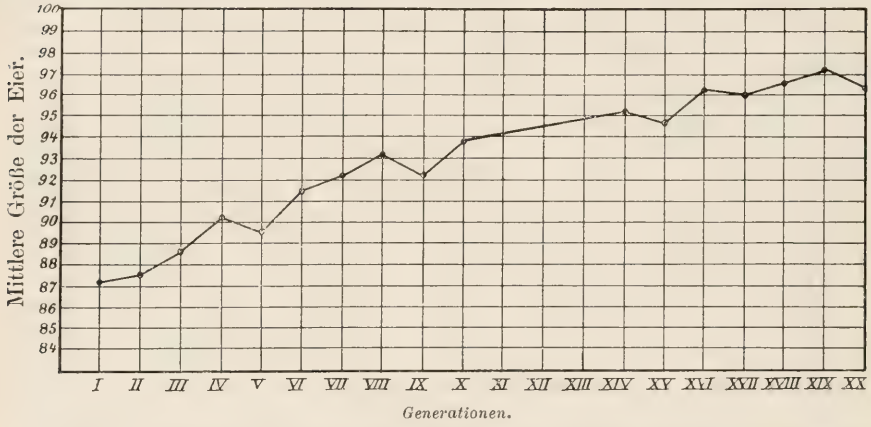
Auch beim Einzeltier zeigen sich analoge Verhältnisse: Die Zahl der Eier, die ein und dasselbe Tier bildet, steigt bei den ersten Eibildungen und sinkt dann in den nächsten Würfen wieder.

h) Zahl der Geburten.

Wie die Zahl der Eier, so nimmt auch die Zahl der Geburten von Generation zu Generation bedeutend ab. Diese Abnahme tritt ganz deutlich in den Tafeln I und II, besonders in der ersten hervor, wo die Zahl der Geburten von 15 bis auf 3 sinkt. Bei *Moina* ist der Unterschied nicht so auffallend, da die Zahl der Geburten bei der letzteren Art viel geringer ist.

i) Größe der Subitaneier.

Die Größe der Subitaneier (Länge und Breite[5]) miteinander multipliziert und durch 2 dividiert), habe ich nur bei *Simocephalus*



Tab. 5. Größe der Eier bei *Simocephalus* (Sa) nach Generationen gerechnet.

berechnen können und zwar möglichst auf demselben Stadium — einige Stunden nach dem Übergang vom Ovar in den Brutraum —, da im Laufe der Entwickelung eine regelmäßige Wachstumszunahme eintritt. Bei *Moina* stößt eine solche Berechnung wegen der Schnelligkeit der Entwickelung auf große Schwierigkeiten. Die Resultate sind hier in den Tabellen 5 und 6 angegeben:

Aus der Betrachtung dieser zwei Kurven geht hervor, dass die Größe der Eier sowohl von Generation zu Generation als von Geburt zu Geburt beständig zunimmt.

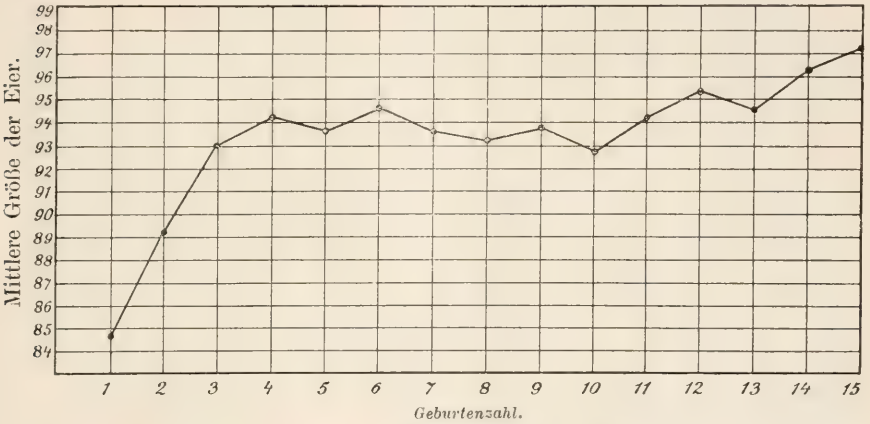
Die degenerativen Prozesse bei den metagamogenen Tieren sind also mit einer übermäßigen Vergrößerung der Eier verknüpft. Das entgegengesetzte Bild sieht man manchmal bei der ersten Ei-

5) In Strichen des Okularmikrometers, 60 Striche entsprechen einem Millimeter.

bildung, bei welcher die Eier übermäßig klein sind und ebensowenig entwickelungsfähig, wie die übermäßig großen Eier der metagamogenen Tiere.

k) Wachstumsprozess.

Da die Schale der Daphniden ganz hart ist und keine Größenzunahme gestattet, ist der Wachstumsprozess auf das innigste mit dem Häutungsprozess verbunden. Nach jeder Häutung wachsen die Tiere plötzlich an, so dass unmittelbar nach jeder Häutung eine beträchtliche Größenzunahme stattfindet. Der Häutungsprozess ist gut erforscht; man wusste schon seit Anfang vorigen Jahrhunderts, dass die Daphniden einige Häutungen vor der Geschlechtsreife durchmachen müssen und dass auch nach der Geschlechtsreife bis zum Ende des Lebens weitere Häutungen stattfinden. Auch



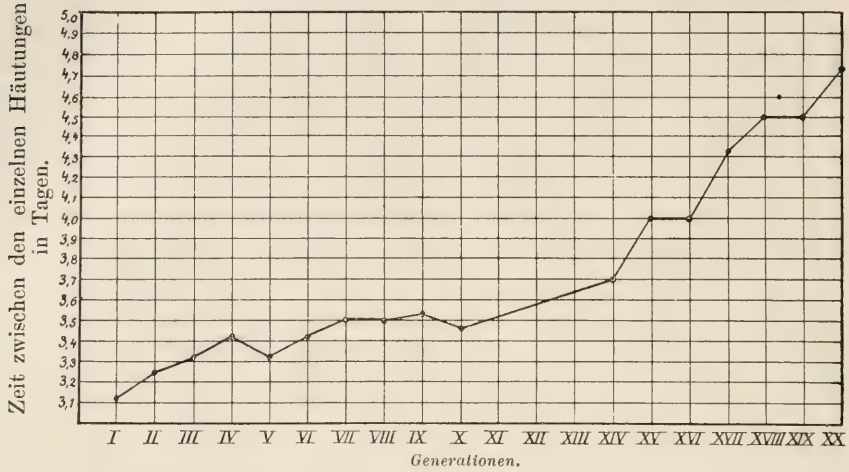
Tab. 6. Größe der Eier bei *Simocephalus* (Sa) nach Geburten gerechnet.

wusste man, dass diese letzteren Häutungen bei den parthenogenetischen Weibchen nach jeder Geburt eintreten, während sie bei den Ephippialweibchen den Abwurf des Ephippiums begleiten. Man hat auch den Übergang der Eier vom Ovarium in den Brutraum beobachtet, der bei den parthenogenetischen Weibchen gleich nach der Häutung eintritt. Die Wachstumsverhältnisse sind aber gar nicht in Betracht gezogen worden.

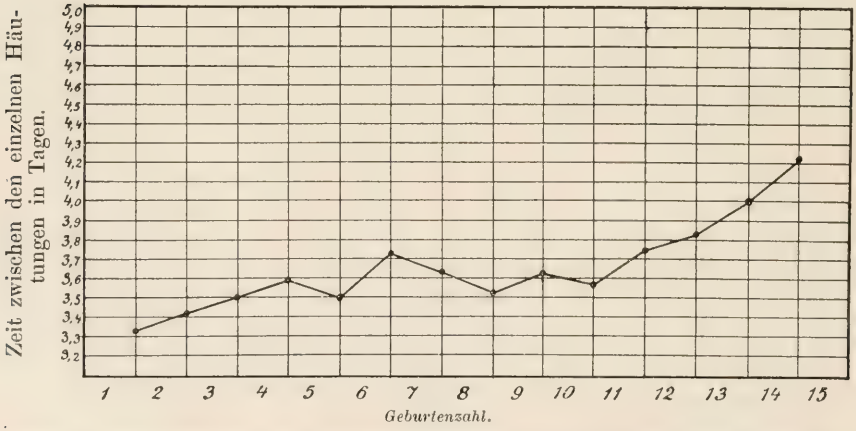
Durch genaue Messungen eines Teils meiner *Simocephalus*-Exemplare gleich nach jeder Häutung konnte ich einige Regelmäßigkeiten feststellen, die in ihrer Beziehung zu den oben dargestellten Tatsachen nicht ohne Bedeutung sind. Da diese Verhältnisse bei parthenogenetischen Tieren anders als bei gamogenetischen Tieren vor sich gehen, werde ich diese in besonderen Abschnitten behandeln.

l) Wachstumsverhältnisse bei parthenogenetischen Weibchen.

Die parthenogenetischen Weibchen machen gewöhnlich 4—5 Häutungen vor der Erreichung der Geschlechtsreife durch und zwar jeden dritten oder vierten Tag eine Häutung, so dass sie bei der



Tab. 7. Zeit zwischen den einzelnen Häutungen, die nach der Geschlechtsreife stattfinden bei *Simocephalus* (Sa) in Tagen und Generationen gerechnet.



Tab. 8. Zeit zwischen den einzelnen Häutungen, die nach der Geschlechtsreife stattfinden bei *Simocephalus* (Sa) in Tagen nach Geburten gerechnet.

ersten Eibildung eine Länge von 1,50 mm (im Durchschnitt) erreicht haben, was einen Mittelwert des Körperwachstums zwischen je zwei Häutungen von 0,16—0,20 mm ergibt, da die jungen Tiere bei der Geburt eine Länge von 0,68 mm besitzen. Diese Größenzunahme wird nicht mit der Erreichung der Geschlechtsreife be-

endigt, sondern dauert noch fort bis in die letzten Häutungsperioden, aber in abnehmendem Maße, so dass die letzten Häutungen eine minimale Vergrößerung des Körpers (0,015—0,025 mm) zur Folge haben.

Es ist nun von besonderer Wichtigkeit, dass auf diesen letzten Entwickelungsstadien, bei welchen die Tiere ihre Wachstumsfähigkeit eingebüßt haben, nur entwickelungsfähige Keimprodukte, auf den mittleren Stadien, wo eine mittlere Wachstumsfähigkeit existiert, vor allem gamogenetische Tiere erzeugt werden, während die Erzeugung von kräftigen proterogenotoken Tieren mit einer hohen Wachstumsfähigkeit zusammenfällt.

Als Mittelwert für das durchschnittliche Wachstum zwischen je zwei Häutungen berechnete ich aus 30 Fällen bei kräftigen proterogenotoken Weibchen 0,124 mm, wenn ich sämtliche, 0,196 mm, wenn ich nur die ersten sechs Häutungen in Betracht zog.

Was die Zeit zwischen zwei aufeinanderfolgenden Häutungen betrifft, so nimmt dieselbe sowohl von Generation zu Generation als von Geburt zu Geburt bedeutend zu, wie es aus den beigegebenen Tabellen 7 und 8 zu entnehmen ist.

Das Größenmaximum beträgt bei den parthenogenetischen proterogenotoken Weibchen etwa 2,5 mm, während die metagenotoken Tiere selten mehr als 1,75 mm erreichen, da bei ihnen sowohl die Zahl der Häutungen und Geburten als auch die Größenzunahme geringer ist als bei den proterogenotoken Weibchen.

m) Wachstumsverhältnisse bei den Männchen.

Die Männchen besitzen bei der Geburt ungefähr dieselbe Größe wie die Weibchen. Mit dem Beginn des Häutungsprozesses macht sich aber eine Verlangsamung der Entwickelung bemerkbar, die einen doppelten Ausdruck findet:

1. Die Zeit zwischen je zwei Häutungen ist größer als bei den parthenogenetischen Weibchen, da sie bei den späteren Häutungen bis auf 5, 6 und 7 Tage steigt.

2. Die Größenzunahme bei jeder Häutung ist dagegen geringer. So fand ich als Mittelwert für alle Häutungen bei 30 Fällen 0,054 mm, für die ersten sechs Häutungen 0,076 mm. Bei der Geschlechtsreife messen die Tiere 0,90—1,0 mm; ihre größte Länge beträgt 1,25—1,35 mm.

n) Wachstumsverhältnisse bei den Ephippialweibchen.

Die Ephippialweibchen wachsen ebenfalls langsamer und in kleineren Schritten als die parthenogenetischen. So ist der Mittelwert bei solchen Tieren (30 Fälle) 0,112 mm für alle Häutungen, 0,136 für die ersten sechs Häutungen.

Die Entwickelungszeit ist auch länger als bei den parthenogenetischen Weibchen. Das ist besonders deutlich aus gemischten Würfen, die aus parthenogenetischen Weibchen und Ephippialweibchen bestehen. In solchen Fällen sieht man, dass die parthenogenetischen Weibchen 2—3, manchmal sogar 5—7 Tage vor den gamogenetischen ihre Geschlechtsreife erreichen.

Da die Geschlechtsreife in der Regel, wie bei den parthenogenetischen Weibchen nach der vierten oder fünften Häutung eintritt, die Wachstumsgröße aber kleiner ist, so sind die Ephippialweibchen bei der ersten Eibildung etwas kleiner als die parthenogenetischen Weibchen (1,39 mm).

Die Zahl der Geburten ist immer sehr beschränkt. Gewöhnlich gehen nach 2—3 Dauereibildungen die Tiere bei einer Länge von 1,56 mm zugrunde. Eine sehr häufige Erscheinung ist der Übergang zur Parthenogenesis. Die so gebildeten Subitaneier sehen trüb aus und geben in der Regel degenerierte Nachkommen.

o) Übersicht.

Zur größeren Übersichtlichkeit werde ich hier eine Zusammenfassung der oben angegebenen Zahlen geben:

1. Größe bei der Erreichung der Geschlechtsreife:
   parthenogen. ♀ . . . 1,50 mm
   Ephippialweibchen . 1,39 „
   Männchen . . . . 0,95 „
2. Durchschnittswachstum zwischen je zwei Häutungen:
   a) Aus sämtlichen Häutungen berechnet:
      parthenogen. ♀ . . 0,124 mm
      Ephippialweibchen . 0,112 „
      Männchen . . . . 0,054 „
   b) Aus den sechs ersten Häutungen berechnet:
      parthenogen. ♀ . . 0,196 mm
      Ephippialweibchen . 0,136 „
      Männchen . . . . 0,076 „
3. Größenmaximum:
   parthenogen. ♀ . . . 2,50 mm
   Ephippialweibchen . 1,56 „
   Männchen . . . . 1,30 „

(Fortsetzung folgt.)

Über Fütterungsversuche mit Anilinfarbstoffen.

Von Dr. med. Braune.

Um Angaben nachzuprüfen, nach denen bei Fütterung mit gewissen Anilinfarbstoffen diese imstande sein sollten, bei Vögeln eine Färbung des Gefieders hervorzurufen, stellte ich vor mehreren

Jahren eine Anzahl (5—6) Versuche an, die für die Beurteilung der letzthin so lebhaft erörterten Eosinfrage von Interesse sein dürften.

Die betreffenden Angaben finden sich in der „Gefiederten Welt", Jahrgang 1890, p. 147. Analoge Angaben sollen — siehe Marshall, Bau der Vögel, Leipzig 1905 — in der Geflügelbörse, 11. Jahrgang, Nr. 44 stehen.

Nach der dort gegebenen Vorschrift wurden die Körner — weiße Hirse und Glanz — in einer ziemlich starken Anilinfarbstofflösung erhitzt, bis sie platzten, worauf der Kern sich intensiv mit dem betreffenden Farbstoff färbte. Dann wurden sie getrocknet und verfüttert.

Als Farbstoffe (von Dr. Grübler, Leipzig) wurden Methyleosin (zu 3—4 Versuchen), Malachitgrün (1 Versuch) und Methylviolett (1 Versuch), sämtlich chemisch reine Anilinfarbstoffe, verwandt. Die Vögel, mit denen die Versuche angestellt wurden, waren die allen Exotenliebhabern bekannten Japanischen Mövchen und zwar sowohl die braunbunte (2 Pärchen) als die weiße (1 Pärchen) Spielart. Letztere ist besonders zart und hinfällig und pflegt bei irgendwie ungünstigen Verhältnissen zuerst einzugehen.

Die Versuche wurden in der Weise angestellt, dass die 3 Pärchen, jedes in einem Käfig für sich, zur Zucht verwandt wurden. Es wurden 5—6 Bruten gemacht und während der ganzen Dauer einer solchen — ca. 6 Wochen — und schon 14 Tage vorher ausschließlich obiges Körnerfutter und reines Wasser gereicht. Nur während der ersten 14 Tage, sobald Junge ausgekommen waren, wurde noch etwas Weichfutter gegeben, doch blieben auch dabei die Körner stets die Hauptnahrung. Die intensiv gefärbten Körner wurden, nachdem die erste Verwunderung darüber überwunden, stets gern genommen und gut vertragen. Das Verhältnis vom aufgenommenen Anilinfarbstoff zur Größe der Tiere (ca. die einer Meise) dürfte das bei Fütterung von Eosingerste an Schweine um das Vielfache übertreffen, von dem gewaltigen Unterschiede in der Konstitution — bezw. Vitalität — beider Tierarten ganz zu schweigen.

Wieviel Farbstoff von den Tieren aufgenommen wurde, war am deutlichsten bei den in den ersten Tagen völlig nackten Jungen zu sehen. Der vollständig rote, bezw. blaue oder grüne Kropf- und Darminhalt leuchtete so intensiv durch die dünne Haut hindurch, dass die Tierchen wie gefärbt und der Erfolg unausbleiblich erschien.

Als nach ca. 8 Tagen die Kiele sprossten und die Federfahnen erschienen, war jedoch die Überraschung, wenigstens beim ersten Versuch, groß: Reinweiß! Auch nicht der leiseste Schimmer nach dem gefütterten Farbstoffe hin war zu bemerken. Die gemachten Angaben erwiesen sich somit für Japanische Mövchen

jedenfalls nicht als zutreffend, bezw. auf diese übertragbar, und die Versuche wurden deshalb schließlich als aussichtslos abgebrochen.

Infolge der intensiv gefärbten Exkremente — die Farbstoffe schienen den Magendarmkanal unverändert passiert zu haben — wurden zwar, so lange die Jungen noch im Neste saßen, die Federn schließlich etwas von außen gefärbt, doch verlor sich dieser Anflug, trotz Weiterfütterns mit den gefärbten Körnern, nach einigen Bädern sehr rasch.

Schon diese Versuche, während derer die Tiere sich des besten Wohlseins erfreuten und völlig normale Fruchtbarkeit zeigten, dürften für die absolute Ungefährlichkeit chemisch reiner Anilinfarbstoffe, in der geschilderten Weise angewandt, sprechen. Es gesellte sich jedoch diesen beabsichtigten Versuchen noch ein gänzlich unbeabsichtigter hinzu.

Ich habe Japanische Mövchen, nebst vielen anderen Prachtfinkenarten, im Verlaufe von mehr als 25 Jahren in großer Zahl gezüchtet. Zweimal in diesem Zeitraum trat eine scharf charakterisierte Krankheit, offenbar eine infektiöse Magendarmaffektion, auf, die sich stets ausschließlich bei Nestjungen und nur bei Japanischen Mövchen zeigte. Die Jungen des zuerst ergriffenen Pärchens bekommen dünnflüssige Entleerungen, magern ab, brauchen anstatt 3 gut 4 Wochen bis sie ausfliegen, kommen aber zumeist noch durch. Bei der nächsten Brut — sowohl desselben, als auch anderer Pärchen — gehen die Jungen nach 2—3 Wochen ein, alsdann sterben sie regelmäßig schon im Verlaufe der ersten Woche. Völliges Aussetzen der Zucht für mehrere Monate, gründliche Desinfektion bewirken schließlich das Erlöschen der Seuche. Auffallend ist, dass die Alten dabei stets vollkommen gesund bleiben.

Eine solche Epidemie brach nun zufällig gerade damals aus, als ich die erwähnten Färbeversuche anstellte. Ich war zunächst sehr wenig erfreut. Es kam jedoch anders als ich dachte: die mit den Anilinfarben gefütterten Jungen erfreuten sich des ausgezeichnetsten Wohlbefindens, während ihre ungefärbten Artgenossen sämtlich der Seuche erlagen. Man kann also hier bei der Anilinfütterung nicht nur von keinem Schaden, sondern sogar von einem Nutzen für das betreffende Tier sprechen. Hieraus aber, gewissermaßen indirekt, dennoch einen Schluss auf eine Einwirkung des Anilinfarbstoffes auf das Tier zu ziehen, ist nicht angängig, denn der Farbstoff wirkt hier ganz offenbar nur fäulnishindernd auf den Darminhalt und damit die Krankheitsursache ausschaltend, nicht aber auf das Tier selbst.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Der Abonnementspreis für 24 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einsenden zu wollen.

Bd. XXX. 1. Dezember 1910. № 23.

Inhalt: **Papanicolau**, Experimentelle Untersuchungen über die Fortpflanzungsverhältnisse bei Daphniden (*Simocephalus vetulus* und *Moina rectirostris* var. *Lilljeborgii*) (Fortsetzung). — **Näcke**, Die Bedeutung der Hirnwindungen in physio-, patho- und anthropologischer Hinsicht. — **Marshall**, *Bombus hortorum* L. an den Blüten der Kapuzinerkresse (*Tropaeolum maius*). — Walter, Der Flussaal.

Experimentelle Untersuchungen über die Fortpflanzungsverhältnisse der Daphniden (Simocephalus vetulus und Moina rectirostris var. Lilljeborgii).

Von **Dr. Georg Papanicolau.**
(Aus dem zoolog. Institut München.)

(Fortsetzung.)

p) Wachstumsverhältnisse bei *Moina*.

Das, was wir für *Simocephalus* gesagt haben, gilt im großen und ganzen auch für *Moina*. Kleinere Unterschiede ergeben sich in folgenden Punkten:

1. Die jungen Tiere sind bei der Geburt etwas kleiner als die von *Simocephalus* (0,55—0,70 mm).

2. Die erste Eibildung tritt auf zur Zeit der dritten oder vierten Häutung, wobei die Tiere eine Größe von 1,05—1,15 mm besitzen.

3. Die Zahl der Häutungen ist kleiner.

4. Die größte Länge der Tiere beträgt bei den proterogenotoken Weibchen 1,65—1,70 mm.

5. Die Männchen erreichen ihre Geschlechtsreife mit 0,90—0,95 mm und erlangen eine Körpergröße von 1,20- 1,25 mm. Ihre Entwickelung ist langsamer als die der parthenogenetischen Weibchen.

6. Langsamer als die parthenogenetischen Weibchen entwickeln sich die Ephippialweibchen, die bei der ersten Eibildung eine Größe

von 1,25—1,35 mm erreichen. Wie bei *Simocephalus* tritt auch hier öfters ein Übergang von der Dauereibildung zur Sommereibildung ein und zwar anfangs nach der ersten oder zweiten Eibildung, später nach der dritten oder vierten. Die Zunahme der Körpergröße zwischen je zwei Eiablagen ist sehr gering, so dass die Ephippialweibchen nicht so viel wie die proterogenotoken parthenogenetischen Weibchen wachsen können. Die Tatsache, dass die Ephippialweibchen im Moment der Geschlechtsreife größer sind als die parthenogenetischen (das Gegenteil ist bei *Simocephalus* der Fall), beweist nicht, dass sie kräftiger sind, da sie mehrere Häutungen durchmachen müssen, um die Geschlechtsreife zu erreichen.

q) Langlebigkeit.

Wenn man die Lebensdauer der Tiere betrachtet, so sieht man, dass die proterogenotoken parthenogenetischen Tiere langlebiger als die gamogenetischen sind. Männchen und Ephippialweibchen von *Simocephalus* leben selten über $1^1/_2$ Monate, während die proterogenotoken Tiere über $2^1/_2$ Monate leben können. Die degenerierten metagenotoken Tiere haben dagegen eine kürzere Lebensdauer.

Bei *Moina* sind die Unterschiede geringer, da die proterogenotoken Tiere selten über 25—30 Tage, die gamogenetischen selten über 20—25 Tage leben können. Noch kurzlebiger sind die metagenotoken Tiere, die meistens in früheren Entwickelungsstufen absterben.

r) Abnormitäten.

Wie ich oben gesagt habe, sind die metagenotoken Tiere schwächer als die proterogenotoken und zeigen häufig abnorme Formen. Die häufigste Abnormität, die ich beobachtet habe, war das Fehlen des Pigments der Nebenaugen[6]), die bei *Simocephalus*, wie es die beigegebene Fig. 1 zeigt, besonders groß und lang ausgestreckt sind.

Den ersten Fall habe ich bei einem metatoken (5. Geburt) und mesogenen (7. Generation) Tiere gesehen. Aus einer isolierten Züchtung hat es sich ergeben, dass diese Entfärbung der Nebenaugen nicht erblich ist, da die Nachkommen alle ein normal pigmentiertes Nebenauge besaßen. Bei späteren Generationen war die Erscheinung so häufig, dass ich im ganzen über hundert Fälle beobachten konnte. Die Erblichkeit habe ich in 11 Fällen geprüft. Überall haben sich negative Resultate ergeben.

Eine Entfärbung der Hauptaugen ist viel seltener und nur bei fortgeschrittener Degeneration zu beobachten. Zwei solche Fälle,

6) In den meisten Fällen waren die Nebenaugen gleich nach der Geburt normal und schwanden erst im Laufe der Entwickelung. Nur in wenigen Fällen fehlten sie auch bei den Neugeborenen vollkommen.

die ich gesehen habe, lieferten metatoke *Moina*-Individuen, das eine in der vierten, das andere in der neunten Generation, deren Eltern sehr geschwächt waren. Im ersten Fall bildete das Muttertier erst ein Ephippium, dann trüb aussehende Subitaneier, deren Nachkommen ganz entfärbte Augen besaßen und schon bei den zwei ersten Häutungen abstarben.

Häufiger besteht die Deformation der Hauptaugen in einer Zerstreuung des Pigments. Solche Fälle habe ich bei *Simocephalus*

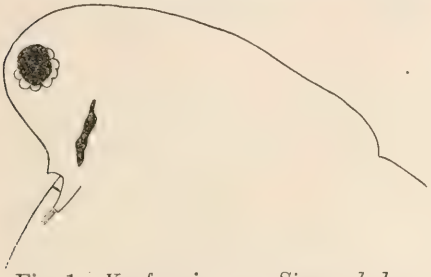


Fig. 1. Kopfumriss von *Simocephalus vetulus:* VII. Generation, 1. Geburt.

Fig. 2. Kopfumriss von *Simocepkalus vetulus:* X. Generation, 7. Geburt.

Fig. 3. Kopfumriss von *Simocephalus vetulus:* X. Generation, 7. Geburt.

Fig. 4. Kopfumriss von *Simoeephalus vetulus:* IX. Generation, 5. Geburt.

beobachten können, im ganzen 12, von denen ich drei in den nebenstehenden Figuren 2, 3 und 4 wiedergebe.

Wie man sieht, ist bei diesen drei Tieren eine gleichzeitige Umformung der Stirn zu beobachten, wie es der Vergleich mit der Fig. 1, die von einem normalen Tier stammt, ergibt. Die meisten dieser Tiere habe ich auch isoliert gezüchtet, um die Erblichkeit dieser Umformungen zu prüfen. In allen Fällen habe ich negative Resultate bekommen. Die beschränkte Nachkommenschaft, die ich bei sorgfältiger Züchtung längere Zeit am Leben erhalten konnte, zeigte eine Rückkehr zur normalen Form oder andere verschiedenartige Umformungen.

Ähnliche deformative Umgestaltungen der Hauptaugen mit viel stärker ausgeprägter Zerstreuung des Pigments hat in neuester Zeit (1910) Kapterew (14) bei Kulturen, die er in der Dunkelheit gehalten hat, in viel größerer Zahl beobachten können. Da in der bisherigen Daphnidenliteratur solche Umgestaltungen unter normalen Beleuchtungsverhältnissen nicht angegeben worden sind[7]), hat Kapterew seine Fälle als Resultat des Lichtmangels erklärt. Es ist möglich, dass auch dieser Faktor eine begünstigende Rolle für die Entstehung solcher Anomalien spielt, der Hauptfaktor ist aber ein innerlicher und besteht in einer allgemeinen Schwächung der ganzen Organisation der Tiere.

Das ist auch aus den Fällen ersichtlich, die Kapterew selber angibt: Bei der ersten Serie seiner Versuche (*Daphnia pulex*), bei welcher er als Stammtiere kräftigere (ein in einem größeren Teich am 23. Mai gefangenes Tier und andere aus Ephippien gezüchtete) Tiere verwandte, kommt die Deformation des Auges erst nach 2—3 Monaten zum Vorschein, während starke Entartungen nur in den letzten Stadien des Zyklus zu beobachten waren; bei der zweiten Serie, wo als Stammtier ein parthenogenetisches Weibchen (*Daphnia pulex*) aus einer kleineren austrocknenden Pfütze in späterer Zeit (12. Juni) gefangen wurde, sind diese Deformationen viel früher, schon nach einem Monat aufgetreten. Bei der dritten Serie endlich, wo er Stammtiere (*Daphnia pulex* und *longispina*) aus einem anderen Teich in noch späterer Zeit (12. Juli, 24. August) genommen hat, sind diese Deformationen schon nach 12—13 Tagen eingetreten. Es ist nun klar, dass seine Stammtiere nicht dieselbe Lebenskraft besaßen, was auch daraus zu entnehmen ist, dass von den Kolonien der ersten Serie die eine 10 die andere 6 Monate sich am Leben erhielt, die der zweiten Serie 3 Monate, die eine der dritten Serie (für die *Daphnia longispina* fehlen genauere Angaben) nur 20 Tage.

Aus diesen Tatsachen ergibt sich, dass, solange die Tiere noch in den ersten Stadien der Entwickelung sich befinden, die hier beschriebene Degenerationserscheinung infolge äußerer Einflüsse nicht eintreten kann. Nur dort, wo die Tiere durch die lange Parthenogenesis eine fortschreitende Schwächung erleiden, treten zwischen anderen Degenerationserscheinungen auch Veränderungen an den Augen hervor. Es ist also unmöglich, diese als Produkte einer äußeren Einwirkung zu betrachten, wie es Kapterew tut, indem er weiter die verschieden starke Labilität seiner *Daphnia pulex*-Arten für die Differenzen in der Schnelligkeit des Eintretens der Wirkung des äußeren Faktors verantwortlich macht.

Er nimmt nämlich an, dass die Arten und Varietäten, welche größere Teiche bewohnen, eine größere Konstanz besitzen als solche,

7) Die Ursache liegt vielleicht darin, dass solche degenerierte Tiere im Freien meistens zugrunde gehen.

die in kleineren Pfützen leben. Da nun die Stammtiere der ersten Serie aus einem relativ größeren Teich genommen waren, sollten sie eine größere Konstanz und damit eine größere Widerstandsfähigkeit gegen äußere Faktoren besitzen. Deshalb ist die Wirkung bei ihnen so verzögert, während bei den anderen Serien, deren Stammtiere aus kleineren Tümpeln stammten, sie viel schneller zum Vorschein gekommen ist.

Dass die Größe der Tümpel, aus denen Kapterew seine Stammtiere genommen, hier eine Rolle gespielt hat, ist sehr wahrscheinlich, jedenfalls aber nicht in dem Sinne, wie Kapterew meint. Denn dass die Bewohner eines größeren Tümpels konstantere Merkmale als die eines kleineren besitzen, ist eine Hypothese, die bis jetzt nicht experimentell bewiesen ist. Dass aber die Bewohner eines größeren Tümpels einen längeren Zyklus als die eines kleineren besitzen, ist eine von Weismann experimentell bewiesene Tatsache. Und in dieser Tatsache liegt die Erklärung der uns beschäftigenden Erscheinung[8]). Die aus dem größeren Tümpel stammenden Tiere, die einen längeren Zyklus besaßen und die in früherer Zeit gefangen worden sind, mussten in ihre Degenerationsperiode später eintreten als die anderen. Deshalb sind in der ersten Serie die Degenerationsfälle später eingetreten, bei den zwei anderen dagegen viel zeitiger.

Immerhin machen die Menge und der stark ausgeprägte Charakter der Fälle, die Kapterew angegeben hat, es wahrscheinlich, dass der äußere Faktor des Lichtmangels eine begünstigende Rolle für diese Deformationen des Lichtempfindungsorgans gespielt hat. Doch kann man das nicht einwandfrei behaupten, denn die Kulturmethoden, die Kapterew angewandt hat, waren so ungünstig, dass es zu erwarten war, dass seine Kulturen einen außerordentlichen Degenerationsgrad und eine sehr große Zahl degenerierter Nachkommen aufwiesen. Er hat seine Kulturgläser mit umgekehrten Tontöpfen bedeckt, was natürlich eine schlechte Beschaffenheit der Luft mit sich bringen muss und hat die Tiere jeden 10. Tag untersucht, was für so zarte Tiere, wie die Daphnien, zu wenig ist. Das Wasser hat er nur bei eintretender Erkrankung gewechselt und, was noch schlimmer, den Tieren gar keine Nahrung gegeben, was aus folgendem Zitat zu entnehmen ist: „Das Wasser gab ich ihnen unfiltriert, seihte es aber manchmal durch Zug von mittlerer Dichtigkeit, welches Daphnien, Cyclopen u. s. w. zurückhalten konnte, aber einen großen Teil Mikroorganismen durchließ, von denen sich die Daphnien offenbar ernährten.“

Dieses „offenbar“ beweist, dass die Tiere außer den im stehen-

8) Man muss natürlich auch in Betracht ziehen, dass die drei Stammtiere in verschiedener Zeit gefischt worden sind.

den Wasser lebenden Mikroorganismen keine besondere Nahrung erhielten. Aber eine solche Ernährungsweise ist ganz sicher ungenügend für Daphnien und wirkt degenerativ, wie ich weiter unten bei der Besprechung meiner Hungerkulturen beweisen werde. Man kann deshalb nicht entscheiden, ob bei diesen Fällen der äußere Faktor des Lichtmangels irgendeine Bedeutung bei der Entstehung dieser Anomalien ausgeübt hat, oder ob sie als Resultat einer wegen der ungünstigen Züchtung zu stark ausgesprochenen Degeneration anzusehen sind.

Eine zweite Schlussfolgerung von Kapterew finde ich ebenfalls unberechtigt. Er betrachtet nämlich seine Resultate als eine Bestätigung des Lamarck'schen Prinzips, ohne durch seine Experimente den geringsten Nachweis für eine Erblichkeit der von ihm beobachteten abnormen Verhältnissen vorzubringen. So sagt er (S. 256): „In allen Serien, mit Ausnahme der ersten, tragen sie mehr oder weniger den Charakter von Zufälligkeiten, die nicht vererbt werden, oder nur in sehr geringem Grade, weshalb sie sehr bald auftreten können, großen Umfang erreichen, aber nach diesen Abweichungen kehrt ihre Nachkommenschaft wieder mehr oder weniger auf den normalen Weg zurück. Etwas anderes ist es mit den Veränderungen in der ersten Serie: während sie im Juli 1908 zufällige waren, erwerben sie nach einem Jahre, im 15. Monat des Versuches, schon einen ausgeprägten Charakter, haben sich fast auf alle vorhandenen Individuen erstreckt und — was das Wichtigste ist — sind wahrscheinlich erblich geworden, da sie sogar bei 4—5 Tage alten Exemplaren auftreten, die von einer Mutter mit depigmentiertem Auge (31. Juli 1909) abstammten; wahrscheinlich liegt hier eine Vererbung auf natürlichem Wege, unter Einwirkung äußerer Einflüsse erworbener Veränderungen vor."

Wie ich bei allen von mir untersuchten Fällen, so hat auch Kapterew bei den zwei letzten Serien rücksichtlich der Erblichkeit ganz negative Resultate bekommen. Was er nur als wahrscheinlichen Beweis einer Erblichkeit dieser jedenfalls inneren und nicht unter Einwirkung äußerer Einflüsse erworbener Veränderungen betrachtet, ist, dass bei der ersten Serie die Depigmentationsfälle am Anfang Juli seltener waren, während sie in der Mitte desselben Monats einen ausgeprägten Charakter annahmen, sich fast auf alle vorhandenen Individuen erstreckten und auf früheren Lebensstadien auftraten. Das zwingt aber nicht zur Annahme einer Erblichkeit. Es ist ja selbstverständlich, dass jeder Tag einen höheren Grad von Degeneration und einen größeren Prozentsatz an ausgesprochen degenerierten Tieren aufweisen musste. Und, wie Kapterew angibt, war diese Kolonie in ihrer Lebenskraft vollständig erschöpft und ist nach kurzer Zeit (27. August)

ausgestorben. So beschreibt er allein die letzte Untersuchung, die er an derselben Kolonie am 18. August unternommen hat (S. 246): „Als ich am 18. August sie ans Licht brachte, um sie zu besehen, erwies es sich, dass von der ganzen Serie (mit den jungen Exemplaren waren es etwa 30 Stück) nur vier nachgeblieben waren, darunter zwei erwachsene. Bei der einen von ihnen beobachtete ich den äußersten Grad von Zerfall des Auges in dieser Serie. Ungeachtet der täglichen Durchlüftung, öfteres Wechseln des Wassers u. s. w. waren diese vier Exemplare offensichtlich dem Tode geweiht, und es starben zuerst die drei mit mehr oder weniger normalem Auge, und am 27. August war ich genötigt, schon das letzte sterbende Exemplar mit dem sehr stark depigmentiertem Auge in Spiritus zu legen."

Mit so zweifelhaften Argumenten kann man natürlich weder eine Erblichkeit der hier angeführten Fälle noch eine Bestätigung des Lamarck'schen Prinzips behaupten.

Außer diesen Anomalien der Augenorganisation kommen bei metagenotoken Tieren noch andere Deformationen vor, welche die verschiedensten Organe betreffen. So sieht man sehr häufig Deformationen der Stirn (Fig. 4), Umformungen der Schale, Verkrümmungen der Antennen und Beine u. s. w., die alle das gemeinsame haben, dass sie nicht in derselben Form erblich sind. Das beweist, dass diese Degenerationsmerkmale das zufällige Resultat einer allgemeinen Schwächung der Tiere und nicht eine in bestimmter Richtung vor sich gehende Bildung darstellen.

s) Entwickelungsbedingungen der Dauereier.

Eine Eigentümlichkeit, durch die sich die Dauereier der Daphniden von den Subitaneiern unterscheiden, ist, dass sie längere Zeit im Ruhezustand verharren müssen, bevor sie ihre Entwickelung abschließen. Nun entsteht die Frage: Kann man durch äußere Faktoren diese Latenzperiode verlängern oder verkürzen, oder müssen unter allen möglichen äußeren Bedingungen die Dauereier eine bestimmte Zeit im Ruhezustand bleiben, um später sich entwickeln zu können?

Zur Lösung dieser wichtigen Frage hat bis jetzt nur Weismann ausführlichere Experimente bei *Moina paradoxa*, *Daphnia pulex*, *Simocephalus vetulus* und *Ceriodaphnia quadrangula* gemacht und ist zu folgenden Resultaten gekommen:

1. Die Dauer der Latenzperiode ist, soweit sie lediglich durch die Disposition des Eies bedingt wird, bedeutenden individuellen Schwankungen unterworfen.
2. Die Latenzperiode kann abgekürzt werden:
   a) durch vollständiges Austrocknen der Eier,

b) durch Einfrieren der Eier mit nachfolgender Temperatursteigerung auf 10—17° C. (möglicherweise auch schon bei niederer Temperatur).

3. Die Latenzperiode wird nicht abgekürzt:
   a) durch unvollkommenes Austrocknen der Eier,
   b) durch Temperaturen über 20° C.

Diese Resultate kann ich aus den wenigen Fällen von Dauereizüchtung bei *Moina*, die ich anführen kann, vollständig bestätigen.

Ich habe nämlich im ganzen 100 frisch abgelegte Dauereier in verschiedenartiger Weise behandelt; 20 habe ich 5 Tage lang ausgetrocknet und dann in Wasser von 14—16° gebracht; 20 habe ich 6 Stunden lang auf Eisstücken einfrieren lassen und dann in Wasser von 14—16° eingetaucht; 20 habe ich die ganze Zeit in der Zimmertemperatur unter Wasser gehalten, 20 dauernd in 22—24°, 20 habe ich $5^1/_2$ Monate in der Kälte (6 - 8°) gehalten und dann in die Zimmertemperatur gebracht.

Aus den ausgetrockneten Eiern schlüpften nun die ersten Nachkommen 12 Tage nach dem Zurückbringen der Eier ins Wasser aus; aus den ausgefrorenen Eiern erschienen die ersten Nachkommen 26 Tage nach dem Zurückbringen der Eier ins Wasser; aus den in der Zimmertemperatur gehaltenen Dauereiern krochen die ersten Nachkommen nach 28 Tagen aus. Aus den bei 22—24° gezüchteten Eiern erst nach 2 Monaten; aus den in der Kälte gehaltenen Eiern ist innerhalb $5^1/_2$ Monaten kein einziges Tier ausgeschlüpft: das geschah erst, nachdem ich die Eier in die Zimmertemperatur brachte und zwar in relativ kürzerer Zeit (5 Tage).

Was nun die Zahl der ausgeschlüpften Tiere betrifft, so sind aus den in Kälte-Zimmertemperatur gehaltenen Eiern die meisten (12) ausgekommen. Aus den ausgetrockneten Eiern sind 8 Nachkommen ausgeschlüpft, aus denen der Zimmertemperatur 7, aus den eingefrorenen nur 4 und aus den in der Wärme gezüchteten nur 1 Tier. Die Zahl der ausgeschlüpften Exemplare steht also bei meinen Fällen nicht in Übereinstimmung mit der Geschwindigkeit der Entwickelung.

Wichtiger erscheint es mir, dass die Lebenskraft der Nachkommen dieser unter verschiedenen Bedingungen kultivierten Eier eine verschiedene war. Die Tiere aus der Kälte-Zimmertemperatur waren schwach und starben meistens frühzeitig ab, ohne eine lebensfähige Nachkommenschaft hervorzubringen. Die kräftigste Kultur (Me) lebte etwas länger (8. Januar 1910 bis 21. Februar 1910) und hatte vier Generationen, aber nur bei der sorgfältigsten Züchtung, da die Tiere äußerst schwach waren und eine sehr große Sterblichkeit zeigten. Das in der Wärme entwickelte Tier starb vor der Erreichung der Geschlechtsreife. Den längeren Zyklus (10 Generationen) lieferte mir das erste der den ausgetrockneten Eiern ent-

stammenden Tiere (Kultur Ma). Die Kultur Mb, die aus einem eingefrorenen Ei herausgezüchtet war, erwies sich als kurzzyklischer (6 Generationen im ganzen).

Diese wenige Fälle machen es sehr wahrscheinlich, dass die äußeren Faktoren von großer Bedeutung auf die Entwickelung der Dauereier sind und vielleicht die Länge des Zyklus bestimmen können. Jedenfalls sind unsere Kenntnisse, was diese Frage angeht, ganz gering. Zur Erklärung aller dieser Probleme sind umfassendere Experimente erforderlich.

t) Entwickelung der Tiere im Freien.

Um die Entwickelung von *Simocephalus* im Freien zu verfolgen, habe ich den Nymphenburger Park jeden 10. oder 20. Tag besucht und einige Tiere aus dem oben erwähnten Tümpel mit einem Gazenetz herausgefischt, jedesmal etwa 40—60 Exemplare. Der Tümpel war außerdem auch von anderen Cladoceren bewohnt, von denen am häufigsten *Polyphemus pediculus, Scapholeberis mucronata, Chydorus sphaericus* und *Lynceus brachyurus* vorkamen.

Der Sommer war nicht sehr heiß, da es im Juni viel geregnet hat. Im Laufe der ersten Sommermonate waren alle Cladocerenarten in parthenogenetischer Fortpflanzung. Eine gamogenetische Periode konnte ich während dieser Zeit bei keiner Art — auch nicht einmal bei *Polyphemus* — feststellen.

Erst am 8. August 1909 ist die Temperatur etwas beständiger gestiegen, und bis zum 22. August war das Wetter meistens heiter, so dass der Tümpel während den Nachmittagsstunden Temperaturen über 20° besaß. Im Schatten war eine Temperatur von 16—18° [9]).

Das Resultat dieser Steigerung der Temperatur war das Absterben des größten Teils der ganzen Cladocerenfauna, so dass am 23. August nur wenige Exemplare von allen Cladocerenarten aufzufinden waren, — von *Simocephalus* z. B. konnte ich nur sechs Exemplare herausfischen, von denen zwei schon geschlechtsreif, aber ohne Eier waren. Nur die Wassermilben waren sehr häufig.

In der nächsten Zeit stieg die Zahl der Tiere aufs Neue. Die Temperatur stand den ganzen September und Anfang Oktober hindurch über 10°. Niedrige Temperaturen waren nur am 1. Sept. (9°), 3. Sept. (6°), 4. Sept. (7°), 6. Sept. (8°), 21. Sept. (8°), 22. Sept. (9°), 23. Sept. (9°) und 29. Sept. (5°).

Die ersten gamogenetischen Tiere beobachtete ich erst am 5. Oktober bei *Polyphemus, Scapholeberis* und *Chydorus*. Bei *Simocephalus* und *Lynceus* traten sie erst am 16. Oktober auf. Bis zu dieser Zeit war es noch immer meistens wärmer als 10°. Ausnahmen sind nur am 6. Okt. (2°), 8. Okt. (8°), 10. Okt. (7°), 11. Okt. (4°),

9) Münchener Wetterbericht 1909.

12. Okt. (7°), 13. Okt. (8°), 14. Okt. (7°) und am 15. Okt. (9°) eingetreten.

Die mittlere Größe der geschlechtsreifen Tiere und die mittlere Zahl der Eier nahmen während der aufeinanderfolgenden Entwickelungszustände ab. Bei einer Untersuchung am 16. Juni 1909 hatten die Tiere (*Simocephalus*) eine Mittellänge von 1,70 mm und eine mittlere Eierzahl von 11,5. Bei einer anderen Untersuchung am 16. September 1909, genau nach drei Monaten, war die Mittelgröße 1,55 mm und die mittlere Zahl der Eier 4,5.

Das größte Tier (*Simocephalus*), welches ich im Freien fing, hatte eine Körperlänge von 2,08 mm, während ich in meinen Kulturen Tiere von 2,50 mm Länge öfters beobachtet habe. Das spricht vielleicht dafür, dass schwache Tiere viel leichter im Freien als in künstlichen Kulturen zugrunde gehen. Deshalb trifft man möglicherweise Abnormitäten im Freien viel seltener.

Aus diesen Beobachtungen kann man drei wichtige Schlüsse ziehen:

1. dass die längere Einwirkung einer höheren Temperatur (über 20°) eine Degeneration der meisten Cladocerenarten mit sich bringt,

2. dass das Auftreten der gamogenetischen Fortpflanzung mit einer nicht allzugroßen Herabsetzung der Temperatur verbunden ist,

3. dass die erste gamogenetische Periode des Sommers nicht immer auftritt, so dass man ihre Entstehung nicht bloß auf innere Faktoren zurückführen kann.

IV. Einfluss der Wärme.

Zum Studium der Wirkung der Wärme hat Issakowitsch bei seinen Experimenten eine Temperatur von 24° C. angewandt. Da meine Versuche im Anschluss an diejenigen von Issakowitsch gemacht worden sind, habe ich meine Wärmekulturen fast in derselben Temperatur (22—24°) gehalten. Dieselbe Temperatur haben auch Ostwald (15) (20—25°) und Fräulein Kuttner (25°) bei ihren Experimenten angewandt.

Es ist nun von großer Wichtigkeit, dass diese Temperatur, die bei kürzerer Einwirkung scheinbar befördernd auf die Lebenserscheinungen dieser Tiere wirkt, bei längerer Einwirkung eine degenerative Störung der Kulturen mit sich bringt. So konnte ich niemals *Simocephalus* durch sechs, *Moina* durch vier Generationen hindurch in einer so hohen Temperatur züchten. Sowohl von Generation zu Generation, wie von Geburt zu Geburt waren die Tiere während $1^1/_2$—2 Monaten so geschwächt, dass die ganze Nachkommenschaft unter denselben degenerativen Erscheinungen (Abnormitäten, Auflösung der Eier im Brutraum, Störung des Häutungsprozesses

u. s. w.), zugrunde ging, die sonst bei den metagenotoken Tieren zu beobachten sind.

Diese Entwickelungsstörungen infolge längerer Einwirkung einer hohen Temperatur hat auch Issakowitsch bei *Simocephalus vetulus* und *Daphnia magna* bestätigt, für die erste Spezies bei der sechsten Generation, für *Daphnia magna* dagegen, die aus einem Becken eines Treibhauses des botanischen Gartens Münchens stammte, wo die Temperatur immer sehr hoch war, schon in der zweiten Generation.

Kuttner hat keine solche Degeneration beobachtet, vielleicht weil sie nicht so lange Zeit kultivierte. Wie aus ihren Tabellen sich ergibt, hat sie nicht über vier Generationen andauernd in einer solchen Temperatur gezüchtet. Ostwald dagegen beschreibt trotz der großen Kürze seiner Kulturversuche (nicht über zwei Generationen) analoge degenerative Erscheinungen (Auflösung der Eier im Brutraum, größere Sterblichkeit, Verkrüppelungen) bei *Hyalodaphnia*.

Dass diese Erscheinungen nicht das Resultat schlechter Kulturbedingungen sind, ergibt sich daraus, dass ich sie auch im Freien beobachten konnte. Man muss deshalb diese Degeneration der Tiere als ein Resultat der andauernden Wirkung der hohen Temperatur betrachten.

Jedenfalls ist nicht zu leugnen, dass andauernde Einwirkung hoher Temperatur die Parthenogenesis begünstigt und die Dauer der gamogenetischen Fortpflanzung auffällig beschränkt, manchmal sogar ganz und gar verdrängt. Das wird besser aus einigen wenigen Beispielen hervorgehen:

A. *Simocephalus.*

1. (s. Tabelle 9). Aus der ersten Geburt eines Tieres der ersten Generation (Kultur S a) habe ich eine Wärmekultur angesetzt. Wie man in der Tabelle 9 sieht, ist die kleine Kolonie in der achten Generation vollständig degeneriert und abgestorben. Unter der Nachkommenschaft war kein Ephippialweibchen und nur ein Wurf (der dritte) eines Tieres der fünften Generation bestand aus Männchen. Wenn man diese Nebenkultur mit der Hauptkultur (s. Tafel I), die in der Zimmertemperatur gezüchtet war, vergleicht, so sieht man, dass bei der letzteren die Männchen und Ephippialweibchen viel früher (zweite und dritte Generation) und in viel größerer Anzahl auftreten. Die Wärme hat also hier das Eintreten der gamogenetischen Fortpflanzung stark verzögert, fast sogar vollständig verdrängt.

2. (s. Tabelle 10). Bei einer zweiten Nebenkultur, die aus der ersten Geburt eines Tieres der siebten Generation (Kultur S a) stammt, sind die gamogenetischen Tiere etwas früher und in größerer Zahl aufgetreten, aber ebenfalls später und in geringerer Zahl als

in der Hauptkultur (Tafel I). Daraus kann man schließen, dass die Verschiebung der gamogenetischen Fortpflanzung durch die Wärme um so geringer ausfällt, je später ihre Wirkung beginnt.

Geburten	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Generationen	I Generat. I Geburt										
II	○										
III	○	○	○	○	○	○	○	○●	○	○	●
IV	○	○	○	○	○	○	○	●	●		
V	○	○	○	○●	○	●	●				
VI	○	○	○⊙	●	●						
VII	○	●									
VIII	●	●									

Tab. 9. Wärmekultur A von *Simocephalus vetulus* (Sa)[10].

Geburten	1	2	3	4	5	6	7	8
Generationen	VII Gener. I Geburt							
VIII	○							
IX	○	○	○	○	○	○●	○	●
X	○	○	○	○⊙	○●	●		
XI	○	○	○●	○●	●			
XII	○	○⊙●	●					
XIII	●	●	●					

Tab. 10. Wärmekultur B von *Simocephalus vetulus* (Sa).

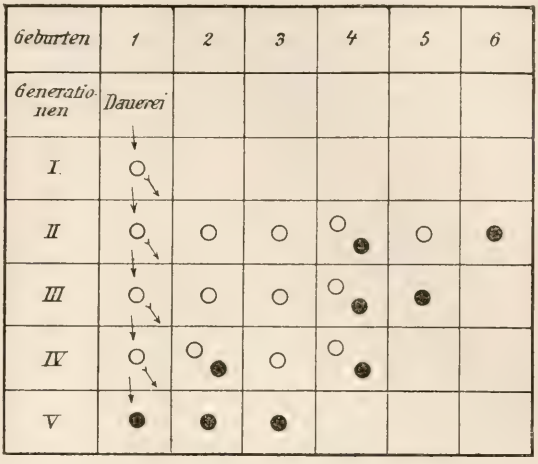
B. *Moina.*

Ebenso deutlich tritt diese Wirkung der hohen Temperatur bei *Moina* ein, wie es aus den beigegebenen Tabellen 11 u. 12 zu entnehmen ist.

10) Erklärung der Zeichen am Schluss der Arbeit.

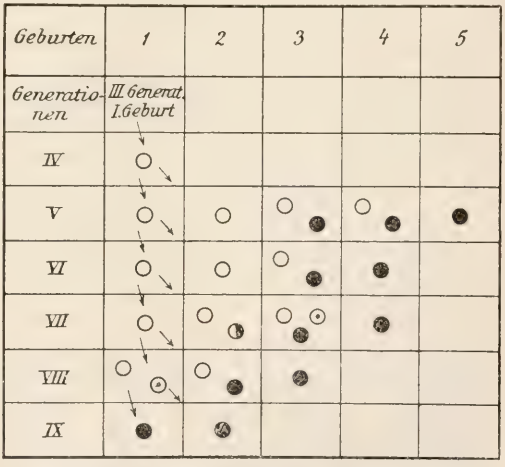
Im ersteren Fall (Tabelle 11) handelt es sich um eine ganz neue Kultur, die aus einem Ephippium (Md) gezüchtet wurde. Hier sieht man, dass die ganze Nachkommenschaft nur aus parthenogenetischen Weibchen bestand, ohne Beimischung irgendeiner Spur von gamogenetischen Tieren.

In einem zweiten Fall (Tabelle 12) handelt es sich um eine Abzweigung aus der Hauptkultur Ma (s. Tafel 2). Da der Anfang der Einwirkung der Wärme etwas später eingetreten ist, als es bei dem ersten Fall geschah, sieht man, dass hier schon einige gamogenetische Tiere aufgetreten sind, aber in geringerer Zahl als bei der Hauptkultur.



Tab. 11. Wärmekultur A von *Moina* (Md).

Aus diesen Beispielen geht hervor, dass die Wärme bei längerer Einwirkung einen doppelten Einfluss besitzt: erstens verschiebt oder verkürzt sie die gamogenetische Fortpflanzung, zweitens beschleunigt sie den Verlauf des ganzen Zyklus, indem alle Phasen, besonders die mittleren, verkürzt werden.



Tab. 12. Wärmekultur B von *Moina* (Ma).

In der letzten Zeit hat Kuttner (10) durch experimentelle Untersuchungen für mehrere Daphnidenarten den Nachweis erbringen wollen, dass die Temperatur keinen modifizierenden Einfluss auf die Fortpflanzungsverhältnisse der Daphniden ausübt. Aus den einzelnen Tabellen, die sie gibt, geht hervor, dass die gamogenetische Fortpflanzung sowohl in niedrigerer als in höherer Temperatur auftreten kann, was auch meine Untersuchungen gezeigt haben.

Es ist aber gar nicht berechtigt, wenn Frl. Kuttner behauptet, dass die Temperatur gar keinen Einfluss auf die Zyklusdetermination bei den Daphniden hat und dass diese lediglich von inneren Faktoren bedingt wird. Kuttner gibt keine statistische oder irgendeine andere übersichtliche Zusammenfassung ihrer Resultate, aus welcher ein genaues Zahlenverhältnis der parthenogenetischen zu den gamogenetischen Tieren in klarer Weise ersichtlich wäre. Eine solche Zusammenfassung der wichtigsten Kulturergebnisse Frl. Kuttner's an *Simocephalus exspinosus* habe ich gemacht; sie ergab mir folgende Resultate[11]).

I. Wärmekulturen (A, B, C, D, E).

Im ganzen 1844 Nachkommen, und zwar:

1243 parthenogenetische Weibchen,
331 Ephippialweibchen und Männchen,
270 nicht geprüfte Weibchen.

Das Zahlenverhältnis zwischen parthenogenetischen und gamogenetischen Tieren ist also 78, 98 : 21, 02.

II. Zimmertemperaturkulturen (F, G, H, I, K).

Im ganzen 1034 Tiere, nämlich:

299 parthenogenetische Weibchen,
306 Ephippialweibchen und Männchen,
429 nicht geprüfte Weibchen.

Das Verhältnis zwischen parthenogenetischen und gamogenetischen Nachkommen ist hier 49, 42 : 50, 58.

Aus dieser kleinen Zusammenfassung sieht man, dass die Zahl der gamogenetischen Tiere im Verhältnis zu der der parthenogenetischen viel größer in der Zimmertemperatur ist als in der Wärme.

Der Schluss also, dass die Temperatur ganz ohne Einfluss auf die Zyklusdetermination der Daphniden ist, scheint mir nicht berechtigt zu sein.

Für *Simocephalus vetulus*, von welchem Frl. Kuttner auch größere Wärmekulturen züchtete, fehlt ebenso eine genaue Angabe der Zahl der Nachkommen, so dass eine statistische Zusammenfassung unmöglich ist. Deshalb kann man die Wirkung der hohen Temperatur nicht genau einschätzen.

Bei *Moina paradoxa* wurden zwei kleine Kulturen gehalten, die keine große Beweiskraft besitzen, da wegen der Kürze der Züchtung und des Mangels der Genealogie[12]) die innere Tendenz der Tiere

11) Wo die genaue Zahl der Nachkommen einer Geburt nicht angegeben war, habe ich sie durch eine mittlere Zahl (15) ersetzt.

12) Die einzigen Kulturen Kuttner's, bei welchen man die Entwickelung der Tiere genealogisch verfolgen kann, sind die oben erwähnten Wärme- und Zimmer-

gar nicht zu kontrollieren ist. Bei der dritten größeren Kultur derselben Art fehlt eine Kontrollkultur in der Zimmertemperatur, so dass jede Vergleichung unmöglich ist.

Von *Ceriodaphnia reticulata* entnahm Frl. Kuttner drei Ephippialweibchen aus einem Tümpel und brachte sie in die Wärme. Die Tiere bildeten nochmals Ephippien, dann Sommereier. Die Nachkommen der letzteren wurden auf drei verschiedene Temperaturen verteilt. Die sechs Weibchen der Wärmekultur brachten sämtlich Sommereier hervor; von den sechs Weibchen der Zimmerkultur starben fünf ab, das sechste produzierte Sommereier, von den sechs Weibchen der Kältekultur starben vier ab, die beiden anderen brachten ebenfalls Sommereier hervor. Natürlich kann man auf Experimente an Tieren, welche in den letzten Stadien der Degeneration standen, keinen großen Wert legen. Deshalb glaube ich, dass dieses Experiment, sowie alle anderen, die mit solchen degenerierten Tieren gemacht worden sind, weder einen positiven, noch einen negativen Wert zum Studium normaler Vorgänge besitzen können.

Die Untersuchungen bei *Daphnia longispina* betreffen vor allem die Entwickelung einer Kolonie im Winter (Dezember bis Februar). Anfangs waren die Tiere in ausgesprochen gamogenetischer Fortpflanzung; später (Mitte Januar) traten sie in die degenerative Phase ein, und am 20. Februar starb die ganze Kolonie aus. Kuttner brachte nun parthenogenetische und Ephippialweibchen, welche in der gamogenetischen Phase standen, in die Zimmertemperatur und beobachtete, dass nach acht Tagen abermals sowohl parthenogenetische als Ephippialweibchen wieder auftraten. Da auch hier eine genaue Angabe der Zahl der Fälle fehlt, ist es unmöglich, sich von der Wirkung der Temperatur ein genaues Bild zu machen.

Die mit *Daphnia pulex* angestellten Experimente haben vor allem wieder den Nachteil, dass Tiere der letzten Phase verwandt wurden. Das zeigt besonders deutlich die außerordentliche Sterblichkeit in dem ersten Versuch.

Aus diesen Auseinandersetzungen geht hervor, dass die Arbeit Kuttner's zwei große Nachteile hat: Erstens sind die Stammtiere bei fast allen Kulturen nicht aus Dauereiern gezüchtet worden, sondern stammen aus verschiedenen Fortpflanzungsperioden und zwar sehr häufig aus der letzten, so dass viele Resultate im Lichte der im ersten Teile dieser Arbeit analysierten Vorgänge ihre Beweiskraft verlieren; zweitens fehlen genaue Zahlen und statistische Zusammenfassungen der wichtigsten Kulturergebnisse, besonders bei *Simocephalus exspinosus*, wo auch die Genealogie zu verfolgen

kulturen von *Simocephalus exspinosus*, insofern nur bei dieser Art Dauereier gezüchtet waren. Bei allen anderen Arten sind die Stammtiere unbekannter Abstammung.

ist, vollständig. Im ganzen hat die Arbeit Frl. Kuttner's einen ausgesprochen negativen Charakter, da sie vor allem sich gegen Issakowitsch wendet und zu beweisen sucht, dass seine Schlussfolgerungen nicht richtig sind. Dass Issakowitsch den Einfluss der äußeren Faktoren überschätzt hat, kann ich auch zugestehen. Dass aber Kuttner ihrerseits in der Einschätzung der inneren Faktoren ebenfalls zu weit gegangen ist, scheint mir aus den bisherigen Auseinandersetzungen außer Zweifel zu stehen. Es hat sich ja klar erwiesen, dass eine längere Wirkung der hohen Temperatur die gamogenetische Fortpflanzung aufzuschieben und zu verkürzen vermag. Die *Simocephalus exspinosus*-Experimente von Frl. Kuttner selbst haben ergeben, dass die Zahl der gamogenetischen Tiere im Verhältnis zu den parthenogenetischen in der Wärme viel kleiner ist als in der Zimmertemperatur.

Ebenso klare Resultate für die die Parthenogenesis begünstigende Wirkung der hohen Temperatur kann man auch bei einer kürzeren Anwendung dieses Faktors in der Periode des Übergangs von der parthenogenetischen zur gamogenetischen Fortpflanzung bekommen, da die Tiere in diesem Moment sich in einem äußerst labilen Zustand befinden. Wenn man solche Tiere unter verschiedenen Temperaturen kultiviert, sieht man sehr häufig, dass die in der mittleren Temperatur weiter kultivierten Dauereier bilden, während ihre in höherer Temperatur gezüchteten Geschwistertiere parthenogenetisch bleiben.

Bei *Moina* sind solche Versuche durch die spezifische Färbung der Eier sehr erleichtert, da man hier die innere Tendenz mit großer Wahrscheinlichkeit äußerlich erkennen kann. Tiere mit violettblauen oder blauen Subitaneiern geben, wie gesagt, meistens gamogenetische Tiere. Wenn man nun solche Tiere in die Wärme bringt, so sind ihre Nachkommen zum größten Teil parthenogenetische Weibchen. Ein analoges Resultat ergibt sich, wenn man Nachkommen von violettblauen oder blauen Eiern in zwei Teile trennt und den einen unter denselben Bedingungen weiter züchtet, den anderen in eine höhere Temperatur versetzt. Dann behalten die in die Wärme gebrachten Tiere in viel größerem Prozentsatz die Parthenogenesis bei.

Um diese Verhältnisse deutlicher zu machen, werde ich einige Beispiele angeben:

A. *Simocephalus.*

1. Aus der vierten Geburt eines Tieres der siebten Generation (Kultur Sa) erhielt ich 10 Nachkommen, von denen ich 5 unter denselben Bedingungen weiter kultivierte, die anderen 5 in die Wärme brachte. Von den ersteren haben 3 Ephippien gebildet, 2 Subitaneier, die letzteren bildeten alle ohne Ausnahme Subitaneier.

2. Aus der dritten Geburt eines Tieres der 10. Generation (Kultur Sa) erzielte ich 12 Nachkommen, von denen ich die eine Hälfte in Zimmertemperatur, die andere in Wärme kultivierte. Von den ersteren bildeten 2 Dauereier, 4 Subitaneier; letztere sind alle parthenogenetisch geblieben.

3. Die vierte Geburt desselben Tieres brachte mir 9 Nachkommen, von denen ich 4 unter denselben Bedingungen, 5 in der Wärme züchtete. Die ersteren bildeten alle ohne Ausnahme Dauereier, von den letzteren hatten 2 Dauereier, 3 Subitaneier.

B. *Moina*.

4. Aus zwei Tieren der dritten Generation (Ma), die in der Zimmertemperatur bei der vierten Eibildung bläuliche Eier bildeten, züchtete ich das eine Tier unter gleichen Bedingungen weiter, das andere in der Wärme. Die Nachkommen des ersten waren sowohl parthenogenetische wie Ephippialweibchen (10 : 7), die des zweiten alle Subitanweibchen.

5. Aus einem Tier der dritten Generation (Kultur Mb) erhielt ich aus der zweiten Geburt 22 Weibchen aus violettblauen Eiern. Ich ließ 11 unter denselben Bedingungen (Zimmertemperatur), während ich die übrigen in einem neuen Glase in die Wärme überführte. Von den ersten bildeten 5 Subitaneier, 6 Dauereier, die übrigen (Wärme) bildeten alle Subitaneier.

6. Aus der dritten Geburt desselben Tieres hatte ich 13 Weibchen aus bläulichen Eiern. Ich ließ wieder 8 unter denselben Bedingungen (Zimmertemperatur) und brachte die anderen 5 in die Wärme und zwar sehr spät, erst einen Tag vor der Eibildung. Die ersten 8 Tiere bildeten alle Dauereier, von den letzten 1 Tier 1 Dauerei, die anderen 4 Subitaneier.

7. Aus der dritten Geburt eines Tieres der vierten Generation (Mb) gingen 11 Weibchen aus blauen Eiern hervor. Die 5 unter denselben Bedingungen gezüchteten Tiere haben alle Dauereier gebildet, von den 6 in die Wärme gebrachten bildeten 2 Subitaneier, 2 Dauereier und 2 starben vor der Geschlechtsreife.

8. Aus der zweiten Geburt eines Tieres der fünften Generation (Mb) bekam ich 4 weibliche Nachkommen aus blautrüben Eiern. Ich züchtete sie in der Zimmertemperatur weiter, bis ihre Ovarien eine deutliche ziegelrote Farbe annahmen, was nur bei der Anlage von Dauereiern vorkommt — und brachte sie sodann in die Wärme. 2 bildeten Dauereier, 2 andere aber Subitaneier, die merkwürdigerweise die niemals unter normalen Verhältnissen vorkommende ziegelrote Farbe der Dauereier besaßen.

Aus diesen Beispielen geht wohl mit Sicherheit hervor, dass man durch höhere Temperaturen das Auftreten der gamogenetischen

Fortpflanzung verschieben kann und zwar um so entschiedener, je früher man eingreift.

Ganz analoge Resultate ergaben mir meine Massenkulturen. Wenn man aus einem meso- oder metagenen aber proterotoken Tiere eine Massenkultur anlegt, kann man den Verlauf eines Zyklus, wie er sich im Freien abspielt, im Kleinen verfolgen. Die ersten Geburten geben fast ausschließlich parthenogenetische Weibchen, welche die erste Phase ausmachen. Nach längerer oder kürzerer Zeit beginnt die zweite Phase mit dem Auftreten der ersten Männchen und Ephippialweibchen. Bis jetzt war die kleine Kolonie in beständiger Zunahme der Individuenzahl, und die Regel ist, dass die größte Individuenzahl mit der höchsten Blüte der gamogenetischen Fortpflanzung zusammenfällt[13]). Nach dem Ablauf der Gamogenesis beginnt eine beständige Abnahme der Individuenzahl, die den Beginn der dritten Phase anzeigt. Hier haben wieder die parthenogenetischen Weibchen die Oberhand, während Männchen und Ephippialweibchen langsam verschwinden. Die Kolonie ist jetzt in ihrer Fortpflanzungstätigkeit erschöpft und geht dem natürlichen Tode entgegen.

Individuelle Störungen dieses Bildes können natürlich auf jedem Stadium eintreten, da das Stammtier nicht immer dieselbe Lebenskraft besitzt. Jede Phase kann von längerer oder kürzerer Dauer sein, manchmal wird — ebenso wie im Freien — eine zweite gamogenetische Periode[14]), immer mit einer relativen Zunahme der Indi-

13) Eine rein gamogenetische Fortpflanzung konnte ich in keinem Fall konstatieren und, soviel ich weiß, ist sie auch in der Natur bis jetzt nie beobachtet worden. In allen Stadien der Entwickelung sind einige wenige oder mehrere Subitanweibchen aufzufinden.

14) Das Verschwinden der Männchen und Ephippialweibchen nach der ersten gamogenetischen Periode und das häufige Auftreten einer zweiten in meinen Massenkulturen ist, glaube ich, so zu erklären: Mit der übermäßigen Zunahme der Individuenzahl beginnt natürlich ein größerer Kampf um Nahrung und Sauerstoff zwischen den einzelnen Individuen, dessen Folge eine passive Selektion ist. Die schwächeren Tiere gehen zum größten Teil zugrunde, und nur die kräftigeren bleiben am Leben, die, wie schon gesagt, eine größere Tendenz zur Parthenogenesis haben. So ist zu erklären, warum in Massenkulturen auf die Blüte der Gamogenesis wiederum eine fast reine parthenogenetische Periode folgt. Wenn die Kolonie noch kräftig ist, kommt es natürlich zu einer neuen stärkeren Vermehrung und zu einer neuen gamogenetischen Periode; sonst beginnt eine langsame Degeneration, die zum Tode der Kolonie führt.

Ob man die Erklärung auch auf den dizyklischen Fortpflanzungsrhythmus vieler Daphnidenarten, wie er sich im Freien abspielt, anwenden kann, ist eine Frage, die ich nicht beantworten kann, da ich die Lebensverhältnisse der Tiere im Freien bis jetzt sehr ungenügend studiert habe. Jedenfalls finde ich die herrschende Erklärung, dass die erste gamogenetische Periode eine Reminiszenz an die eiszeitlichen klimatischen Verhältnisse ist, etwas gezwungen. Denn erstens wissen wir zu wenig Positives über die Herkunft der einzelnen Cladocerenarten und zweitens ist diese Eigentümlichkeit keine allgemeine und regelmäßige Erscheinung, wie das aus den Angaben der verschiedenen Beobachtern hervorgeht. Außerdem sind die Daphniden so labil, dass eine so starke Reminiszenz sehr unwahrscheinlich ist.

viduenzahl verknüpft, eintreten, bevor die Kolonie ganz erschöpft wird.

Im großen und ganzen aber sieht man immer dasselbe Bild: Innerhalb eines Zyklus drei Phasen, in deren erster und dritter vorwiegend parthenogenetische Tiere auftreten, während in der mittleren eine größere oder kleinere Zahl von Tieren gamogenetisch ist.

Wenn man nun solche Massenkulturen, deren Stammtiere aus einer und derselben Geburt hervorgegangen sind, unter verschiedenen Temperaturbedingungen kultiviert, so bleibt das Bild im großen und ganzen unverändert; im einzelnen schwankt die Individuenzahl der ganzen Kolonie, die Dauer der verschiedenen Phasen sowie das Verhältnis der gamogenetischen zu den parthenogenetischen Tieren in verschiedenen Grenzen. Und zwar ist die Individuenzahl wie die Dauer der verschiedenen Phasen und die relative Zahl der gamogenetischen Tiere immer größer bei niedriger als bei höherer Temperatur.

Um das besser zu erläutern, werde ich zwei Beispiele von *Simocephalus* erwähnen:

1. Aus den Nachkommen der zweiten Geburt eines Tieres der 10. Generation (Kultur Sa) habe ich vier verschiedene Massenkulturen angelegt: eine in der Wärme, eine bei Zimmertemperatur und Futter, eine dritte bei Zimmertemperatur und Hunger und eine vierte in der Kälte. Die Resultate, die mir die zwei letzteren (Hunger, Kälte) gegeben haben, werde ich später im Anschluss an die betreffenden Kapitel besprechen; hier werde ich mich nur auf die zwei ersteren beschränken.

Die Zimmerkultur hatte im Maximum[15]) 185 Tiere, darunter 51 geschlechtsreife und zwar 16 Subitanweibchen, 18 Ephippialweibchen, 17 Männchen, im ganzen 16 parthenogenetische Tiere gegenüber 35 gamogenetischen, d. h. 31,4% parthenogenetische, 68,6% gamogenetische Tiere.

Die Wärmekultur hatte im Maximum 134 Tiere[16]), darunter 37 geschlechtsreife und zwar 28 Subitanweibchen, 4 Ephippialweibchen, 5 Männchen, was ein Verhältnis von 75,67% für die parthenogenetischen, 24,33% für die gamogenetischen Tiere ergibt.

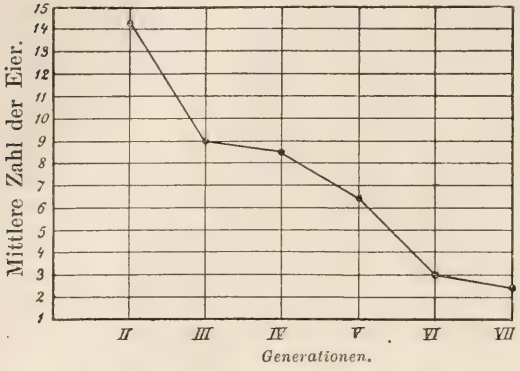
2. Aus den Nachkommen der zweiten Geburt eines Tieres der zwölften Generation (Sa) legte ich drei Massenkulturen an: eine in

15) Alle diese Massenkulturen habe ich in ihrer ganzen Entwickelung verfolgt und mehrmals in dieser Zeit untersucht. Wegen der Übersichtlichkeit bespreche ich hier nur den Zeitpunkt, wo die Kolonien die größte Zahl der Individuen und damit der gamogenetischen Tiere besaßen.

16) Das kleinere Maximum der Individuenzahl bei den Wärmekulturen erkläre ich dadurch, dass, infolge der Steigerung der Lebensenergie, die Tiere in der Wärme mehr Sauerstoff und Nahrung brauchen, deshalb einen stärkeren Kampf durchführen müssen.

der Zimmertemperatur, eine in der Wärme und eine dritte in der Kälte.

Die Zimmerkultur hatte als Maximum 143 Tiere, darunter 30 geschlechtsreife und zwar 13 parthenogenetische Weibchen, 16 Ephippialweibchen, 1 Männchen, im ganzen 43,33% parthenogenetische und 56,67% gamogenetische Tiere.



Tab. 13. Zahl der Eier bei *Simocephalus* nach Generationen (Wärmekultur A).

Die Wärmekultur gab als Maximum 111 Tiere, darunter 25 geschlechtsreife und zwar 20 Subitanweibchen, 2 Ephippialweibchen, 3 Männchen, also im ganzen ein Verhältnis von 80% parthenogenetischen zu 20% gamogenetischen Tieren.

Die Kältekultur werde ich später in dem betreffenden Kapitel besprechen.

Tab. 14. Zahl der Eier bei *Simocephalus* nach Generationen (Wärmekultur B).

Aus diesen Beispielen ergibt sich, dass die Zahl der gamogenetischen Tiere in der Wärme viel kleiner ist als in der Zimmertemperatur, was sonst mit den oben angegebenen Resultaten der Einzelkulturen vollständig übereinstimmt.

Bevor wir nun das Kapitel vom Einfluss der Wärme schließen, müssen wir in Kürze noch einige andere Änderungen erwähnen, die durch die Einwirkung der höheren Temperatur hervorgerufen werden.

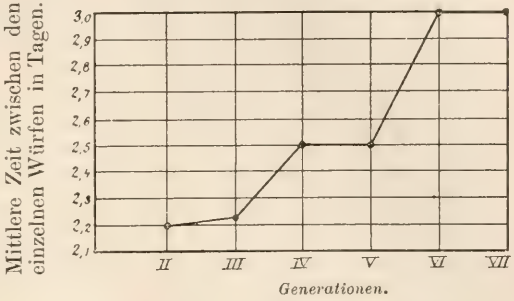
1. Die Zahl der Würfe und die Zahl der Eier wird etwas herabgesetzt.

Das erste Resultat ist ersichtlich aus einem Vergleich der Tabellen 9 u. 10 mit der Tafel I und der Tabellen 11 u. 12 mit der Tafel II.

Dass auch die Zahl der Eier bei den Wärmekulturen kleiner ist, ergibt sich aus einem Vergleich der Tabellen 13 u. 14, wo die Zahl der Eier bei zwei Wärmekulturen von *Simocephalus* tabellarisch angegeben ist, mit der Tabelle 2.

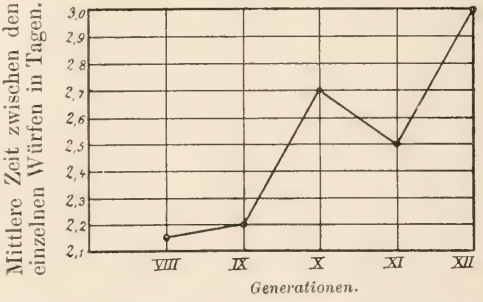
2. Die Größe der Subitaneier sowie die Größe der neugeborenen

Tiere steht gegenüber denen der Zimmertemperatur zurück. Da der Verlauf der Wärmekulturen von dem der Zimmerkulturen verschieden war, ist es nicht möglich, den Unterschied durch einen tabellarischen Vergleich ersichtlich zu machen; aber aus einer statistischen Berechnung aller Fälle, die ich in der Zimmertemperatur (615) und in der Wärme (243) auf die Größe genau untersucht habe, ergibt sich ein bedeutender Unterschied: Die Eier haben in der Zimmertemperatur einen Mittelwert (Länge und Breite[17]) miteinander multipliziert und durch 2 dividiert) von 89,34, in der Wärme einen solchen von 79,13; die neugeborenen Tiere in der Zimmertemperatur eine mittlere Länge von 0,68 mm, in der Wärme eine solche von 0,63 mm.



Tab. 15. Zwischenzeit von Wurf zu Wurf bei *Simocephalus* (Wärmekultur A).

3. Die Zeit zwischen zwei aufeinanderfolgenden Geburten ist in der Wärme kleiner, die Entwickelungsgeschwindigkeit also größer als in der Zimmertemperatur. Das ist ersichtlich aus der Vergleichung der Tabellen 15 und 16, welche die Entwickelungszeit bei zwei Wärmekulturen von *Simocephalus* (Tab. 9 und 10) in Tagen und Generationen angeben, mit der Tabelle 7. Bei der Zimmertemperatur bewegt sich die Entwickelungszeit zwischen 3,14 und 4,75, bei der Wärme zwischen 2,14 und 3,0 Tagen.



Tab. 16. Zwischenzeit von Wurf zu Wurf bei *Simocephalus* (Wärmekultur B).

4. Die Größenzunahme von Häutung zu Häutung ist kleiner als in der Zimmertemperatur. So fand ich als Mittelwert von 30 Fällen, wobei ich die Größenzunahme bei allen Häutungen in Betracht zog, 0,120 mm (in der Zimmertemperatur 0,124) und für die ersten 6 Häutungen 0,187 mm (in der Zimmertemperatur 0,196).

Aus den voranstehenden Erhebungen ergibt sich das Resultat, dass die Tiere in der Wärme kleiner bleiben als in der Zimmer-

17) In Strichen des Okularmikrometers.

temperatur. Bei der ersten Eibildung — die Zahl der Häutungen, die vor der Geschlechtsreife stattfinden, ist in der Wärme dieselbe wie in der Zimmertemperatur — habe ich als Mittelwert die Länge von 1,40 mm gefunden, während sie in der Zimmertemperatur 1,50 mm beträgt.

Die größten Tiere, die man in der Wärme findet, übertreffen selten die Länge von 2 mm.

In Zusammenfassung der bis jetzt über die Einwirkung der Wärme gewonnenen Resultate können wir sagen:

1. Die Wärme verzögert das Eintreten der gamogenetischen Fortpflanzung und verkürzt sie, und das um so energischer, je früher sie angewandt wird.

2. Sie verkürzt den Verlauf des ganzen Zyklus, indem sie nach Ablauf relativ weniger Generationen zur Degeneration führt.

3. Sie vermindert die Zahl der Eier und Würfe.

4. Sie vermindert die Größe der Eier und neugeborenen Tiere.

5. Sie verkürzt die Entwickelungszeit; und

6. sie führt zu einer Herabsetzung der Körpergröße auf allen Stadien der Entwickelung. (Schluss folgt.)

Die Bedeutung der Hirnwindungen in physio-, patho- und anthropologischer Hinsicht.

Von Medizinalrat Prof. Dr. P. Näcke in Hubertusburg.

Prof. Stieda hat in Nr. 17 und 18 (1910) des Biologischen Centralblattes einige hirnanatomische Arbeiten von Kohlbrugge, mir und Bechterew des Näheren analysiert. Seine interessanten Auseinandersetzungen geben mir Anlass zu einigen Bemerkungen, die allgemeinere Beachtung beanspruchen dürften und nicht zuletzt seitens des Biologen.

Jeder, der viel mit Gehirnen Normaler und geistig Abnormer zu tun hatte, wird erstaunt sein über den schier unendlichen Reichtum der Gliederung an der Hirnoberfläche und er wird lange Zeit brauchen, bis das Chaos sich lichtet, bis er den Grundplan des Reliefs im Kopfe und vor Augen hat und dann die Abweichungen beurteilen lernt. Das hatte schon den normalen Anatomen frappiert, der sich daher damit begnügte, für die Gehirnoberfläche ein Schema zu entwerfen, das in den meisten Lehrbüchern in gleicher Form mehr oder minder wiederkehrt. Es ist aber nur ein Abstraktum! Die näheren Abweichungen von diesem Idealschema interessierten den Anatomen nicht weiter. Mehr dagegen die Phylogenese der Hauptfurchen, ihr Entstehungsmechanismus und die Faktoren, die bei der weiteren Ausgestaltung der Furchung maßgebend sind, Faktoren, die aber leider noch heute sehr unvollkommen bekannt sind.

Die Hirnoberfläche lenkte aber mehr die Aufmerksamkeit auf sich, als die Physiologen zeigten, dass das Gehirn bezüglich der Funktion nicht überall gleichwertig sei, dass vielmehr von gewissen Stellen der Oberfläche aus ein Maximum bestimmter Wirkungen ausging und dass diese Stellen mit ganz bestimmten Hirnwindungen in Relation standen, z. B. bei den verschiedenen Aphasien. So fanden sich Stellen für die Motilität, Sensibilität, für das Sehen, Hören, Sprechen etc. oder sie wurden wenigstens wahrscheinlich gemacht. Spätere Untersuchungen ergaben nun freilich, dass diese Windungen durchaus nicht immer gewisse Funktionsbezirke scharf umgrenzen. Eine weitere Einschränkung trat dann insofern noch ein, als man zeigte, dass die Größe der Zentren selbst nach der Tiefe zu variiert, ja dass es sich vielleicht gar nicht einmal um eigentliche Zentren handelt, sondern mehr um Prädilektionsstellen, Kraftanhäufungsstellen, und dass zur vollständigen Funktion einer Stelle sich schließlich immer noch eine Reihe anderer verbinden.

Die Praxis suchte nun die wertvollen Ergebnisse der Physiologen auszunützen. Die Klinik trat hier zuerst auf den Plan und wies nach, dass die verschiedensten pathologischen Prozesse in jenen sogen. Zentren in der Tat diejenigen Funktionsstörungen resp. -Aufhebungen erzeugten, welche die Physiologen an Tieren durch ihre Experimente gefunden hatten. Der Kliniker konnte danach bereits in vivo mit größerer oder geringerer Wahrscheinlichkeit die Diagnose einer bestimmten Hirnerkrankung, ihre Art, ihren Angriffspunkt und Verbreitung feststellen, und die weitere Folge war natürlich das schließliche Eingreifen des Chirurgen. Dieser schnitt nach der Diagnose des Klinikers auf die betreffende Stelle ein und operierte. So ward viel Gutes geschaffen und heute leistet gerade die Hirnchirurgie in Diagnose und Operation Ausgezeichnetes. Der Chirurg musste sich hierbei nicht nur um die grobe Anatomie der Hirnoberfläche kümmern, die ihn bisher sehr kalt gelassen hatte, sondern es galt jetzt auch die häufigsten Variationen an jenen Gehirnzentren kennen zu lernen. Durch ihn ward erst genau das Verhältnis der Hauptflächen und ihre Abweichungen zum inneren und äußeren Knochenschädel und seinen Weichteilen an der Leiche genau studiert, um sichere Angriffspunkte für den operativen Eingriff zu gewinnen. Also schon hier tritt eine gewisse Dignität bestimmter Abweichungen der Furchung zutage, die ja schon längst der Kliniker erkannt hatte.

Später erst beschäftigte sich der Anthropolog mit der Sache. Auch hier waren es weniger die reinen Anthropologen, als vielmehr die anthropologischen Anatomen, die ein Interesse dafür bekundeten, da jene vom Gehirn gewöhnlich nichts oder nur wenig wussten. Das war auch natürlich. Gehirne fremder Völker waren schwer zu beschaffen, besonders aus den Tropen, wo sie außerdem schnell

verdarben, weshalb seinerzeit Virchow eigene Konservierungsmethoden angab. Allmählich kamen aber doch eine Reihe von Rassengehirnen nach Europa, die, obgleich noch gering an Zahl, doch den ersten Untersuchern oft durch die Einfachheit der Windungen, durch Hemmungsbildungen verschiedener Art, verschiedene Größe des Stirnhirns, geringeres Hirngewicht etc. auffielen. Man fand zunächst, dass im allgemeinen das Hirngewicht vom Naturmenschen zum Zivilisierteren, von den unteren Volksschichten zu den höheren der gleichen Rasse zunahm. Nun hat ja allerdings vielleicht niemand so viel Rassengehirne untersucht und gewogen als Kohlbrugge, der zu dem Resultate gelangte, dass 1. bei der Rasse das Hirngewicht keine Rolle spiele, 2. ebensowenig die Variationen der Hirnfurchen. Diese Resultate bestätigte Stieda, der dazu auf anderem Wege gelangt war. Ich halte aber jene Untersuchungen für noch nicht abschließend, weil Kohlbrugge's Material noch ein viel zu kleines ist und bezüglich des Hirngewichts die Zahl der untersuchten Schädel seitens anderer Forscher, die zu anderen Resultaten kamen, zusammengerechnet, eine viel größere ist als die Kohlbrugge's. Wie schon a priori nach dem Entwickelungsgesetz zu präsumieren war, spricht die Mehrzahl der Untersuchungen also dafür, dass im allgemeinen mit der Evolution das Hirngewicht zunimmt, natürlich bei gleicher Rasse, gleichem Alter, Geschlecht und gleicher Körpergröße. Daran werden Kohlbrugge und Stieda kaum etwas ändern!

Was nun die Bewertung der Hirnfurchen anbetrifft, so sind allerdings die Untersuchungen Kohlbrugge's unübertrefflich in Methodik und Genauigkeit. Hat er doch gegen 2000 Variationen von Furchen an der Gehirnoberfläche studiert!

Und doch halte ich auch seine Schlüsse für noch nicht bindend. Zunächst ist schon sein Material noch kein so großes, um eine so wichtige Frage definitiv zu lösen. Dann hat er meist Malayen und ihnen nahestehende Völker herangezogen, wenig andere Gehirne.

Nun sind aber bekanntlich die Malayen ein hochentwickeltes, altes Kulturvolk und mit niedrig stehenden Naturvölkern nicht ohne weiteres vergleichbar. Wichtiger sind für uns hier speziell die Gehirne von Papuas, Negern, gewissen Indianern etc., von denen Kohlbrugge nur wenige untersucht hat. Andere Untersucher, deren untersuchte Gehirne zusammen viel mehr an Zahl sind als bei jenem, sind zum großen Teil zu entgegengesetzten Resultaten gelangt. Vorderhand müssen wir also bei dem Satze bleiben, dass sehr wahrscheinlich auch im Reichtum der Windungen und besonders in dem Größerwerden des Stirnhirns und dem Zurücktreten des Kleinhirns eine Entwickelung von den niederen zu den höheren Rassen stattfindet. Namentlich nehmen Entwickelungshemmungen

immer mehr ab. Man braucht bloß einige der vielen veröffentlichten Abbildungen bei nur einiger anatomischer Kenntnis anzusehen, um dies sofort festzustellen. Dass auch hier Ausnahmen vorkommen, scheinbar wenigstens, besagt nicht allzuviel. Mehr anhangsweise will ich endlich noch erwähnen, dass neuerdings, besonders durch Schwalbe, die Gehirnwindungen insofern von Wichtigkeit geworden sind, als sie teilweise sich in die innere Schädelkapsel eingraben. Nach diesen Gruben konnte man bei alten, auch prähistorischen Schädeln nicht nur die Lage der hauptsächlichsten Windungen festsetzen, sondern auch die Größe der Hirnlappen einigermaßen bestimmen und so vorsichtige Schlüsse auf den geistigen Hochstand des Trägers machen.

Ist aber das Evolutionsgesetz richtig, dann muss auch mit der höheren Intelligenz das Hirngewicht, die Kompliziertheit der Hirnfurchung und die Größe des Stirnhirns zunehmen. Und alles spricht dafür! Wir haben jetzt so viele Hirngewichte z. B. von Genialen und Hochtalentierten — man betrachte nur die Tabellen von Spitzka und Buschan —, dass wir wohl sicher sehen können, wie hier das Durchschnittsmaß über das der Normalen beträchtlich hinausgeht, selbst wenn man die nötigen Korrekturen nach Alter, Körpergröße und Rasse machen will[1]). Ausnahmen gibt es hier wohl; sie sind aber immerhin selten genug. Das Beispiel Gambetta's, das die Gegner obiger Ansicht immer wieder anführen, ist total verfehlt Der berühmte Franzose war klein und sein Hirngewicht unter dem Durchschnitt, aber bloß weil es durch die spezielle und lange Härtung stark zusammengeschrumpft war. Nach Berechnung des Schrumpfungskoeffizienten zeigte es sich nun, dass das Gehirn nicht unter dem Mittel war, sondern darüber. Und man vergesse nicht, dass Gambetta zwar ein großer Redner war, jedenfalls aber nicht zu den Intellektuellsten gehörte. Bezüglich des Verhältnisses von Genie und Hirngewicht, resp. Windungsreichtum haben einzelne Gehirne nur wenig Wert, und dasselbe gilt auch bezüglich der Rasse. Nur eine große Menge gut untersuchter Gehirne kann gewisse Schlüsse rechtfertigen. Sie werden wohl aber sicher nur die

1) Kohlbrugge und Stieda glauben nicht daran. Wenn Stieda als Kronzeugen für seine gegenteilige Ansicht Hansemann anführt, der nur einige Gehirne untersucht hat und sehr rasch mit kühnen Hypothesen ist, so tut er sehr unrecht, wie auch Hansemann's Ausspruch (Stieda, S. 616): „Darüber sind heutzutage alle Untersucher einig, dass das Gewicht des Gehirns außer allem Zusammenhange mit den geistigen Fähigkeiten des Menschen steht," nach Obigem durchaus falsch ist. Hansemann etc. sollte nur das Gehirn von 100 Idioten mit dem von 100 Normalen messen! Oder kann mir Stieda etwa einen Genialen nennen mit geringem Hirngewichte, kleinem Stirnhirne und einfachen, plumpen Stirnwindungen? Ich kenne wenigstens keinen solchen Fall.

obigen Thesen bestätigen. Ein einzelnes, auch noch so gut untersuchtes Gehirn ist und bleibt nur ein event. guter Baustein, der aber zu keinerlei Schlüssen berechtigt, will man nicht in das Blaue hineinphantasieren, wie es leider auch schon geschehen ist.

Es lag nun nahe, weiterhin auch pathologische Gehirne auf ihre Oberfläche hin zu untersuchen und dies geschah zuerst bei Idioten. Ja, die letzteren wurden sehr wahrscheinlich sogar vor den Rassegehirnen untersucht, weil sie viel leichter erhältlich und die Anstaltsärzte mit den nötigen anatomischen Kenntnissen ausgerüstet waren und ein größeres Interesse für solche Studien hatten. Man fand im allgemeinen, dass, je dürftiger von Haus aus bei geistig Abnormen das Seelenleben war, desto geringer auch das Hirngewicht und die Hirnfurchung, ebenso die Entwickelung des Stirnhirns. Das gilt auch von vielen Verbrechern, die ja zum großen Teile bekanntlich minderwertig und schwachsinnig sind. Die Zahl der untersuchten Idioten- und Schwachsinnigen-Gehirne ist eine so große, dass an der Wahrheit jenes Satzes nicht zu zweifeln ist. Freilich muss man auch hier Alter, Körpergröße, Rasse mit in Anschlag bringen und nicht zuletzt die pathologischen Wasseransammlungen (Ödem, Wasserkopf) in Abzug bringen[2].

Generell sehen wir also beim normalen und pathologischen Gehirne, dass mit der Intelligenz die Masse der grauen Substanz und damit das Hirngewicht zunimmt, und weiter der Kampf um den Raum im Schädel, d. h. also die Faltung der Oberfläche.

Damit ist freilich nicht gesagt, dass, abgesehen von Alter, Körpergröße, Rasse etc. die Breite der Hirnrinde (als Hauptsitz der grauen Masse) stets das Entscheidende wäre. Es kommt vielmehr auf die Menge der darin enthaltenen Ganglienzellen an und endlich auch auf die mikroskopische Struktur derselben, die wir leider nur unvollkommen kennen. Bei gleicher Breite können also diese Momente verschieden sein und dadurch bei gleicher Rindenbreite verschiedene Intellektgrade bedingen. Immerhin sind das gewiss die selteneren Fälle, so dass jener obige Satz im allgemeinen nach wie vor besteht[3]).

2) Fälle echter sogen. Hirnhypertrophie, wo bei Schwachsinn trotzdem das Gehirn schwer ist, ohne Wasseransammlungen, sind selten genug, und dort wird, bei anscheinend normaler Hirnbreite, die Zahl der Ganglienzellen sehr reduziert sein, zum Unterschiede vom Normalhirn.

3) Bei Tieren dagegen ist die Breite der Hirnwindungen und ihre Faltung durchaus nicht immer für den Intellekt entscheidend, wenn auch wohl für die Hauptmasse. Für den Menschen gilt es noch viel mehr, deshalb hat die Frage Stieda's (l. c. S. 617): „Cetaceen und Schafe haben bekanntlich sehr windungsreiche Hirne, — wie steht es mit der Intelligenz dieser Tiere? —" wenig Sinn. Hier sind eben die Ganglienzellen an Zahl nur sehr dürftig, vielleicht auch in der Struktur.

Nach den Idiotengehirnen wurden nun auch die gewöhnlicher Geisteskranken studiert und in meinem Hirnatlasse[4]) untersuchte ich speziell das Hirn von Paralytikern, verglichen mit Normalen, was bisher so gut wie nicht geschehen war. Ich brachte hier ein großes Material zur Vergleichung zusammen, das freilich immer noch nicht groß genug ist, um sichere Schlüsse zu gestatten, außerdem noch an gewissen Fehlern leidet, wie auch das Vergleichsmaterial. Immerhin ist es doch ein Anfang. Die speziellen Untersuchungen hatte ich einer späteren Arbeit vorbehalten[5]), während ich in dem kurzen Texte zum Atlas nur allgemeine Gesichtspunkte besprach und eine Tabelle darin abdruckte, die sämtliche Hauptbefunde zusammenstellt, wie ich sie in einer früheren Arbeit[6]) ausführlich dargelegt hatte. Ich fand nun, um es kurz zu sagen, dass „gewisse Bildungen bei den Paralytikern häufiger auftreten"; viel wichtiger aber war es, dass „gewisse andere Anomalien nur bei Paralytikern sich zeigten". „Sie sind (fuhr ich weiter fort) um so bedeutsamer, als sie teils auf Entwickelungshemmungen hinweisen (Mikrogyrie, Trichterbildungen, kleine Stirn etc.) teils auf mehr hypertrophische Zustände (großer F_3, Vermehrung der Windungen, aufsteigende Furchenstücke etc.); sie können auch kombiniert vorkommen. Jedenfalls handelt es sich um abnormes Wachstum."

Wenn wir nun auch für das Paralytikergehirn nichts Charakteristisches gefunden hatten, ebensowenig wie man es bei Idioten, Geisteskranken, Verbrechern und Rassengehirnen sah, so gibt es doch bei allen diesen Reihen zum Teil bedeutsame Quantitätsunterschiede bezüglich der Bildungen Normalen gegenüber. Ja, bestimmte Hemmungsbildungen, wie Mikrogyrie, teilweises Freiliegen der Insel, doppelte Taschen- und Deckelbildungen an beiden Hemisphären u. s. f. fanden sich nur bei unseren Paralytikern, so dass „die Annahme, das paralytische Gehirn sei zumeist ab ovo minderwertig, weniger resistent, mehr oder weniger imalid, immer wahrscheinlicher geworden" sei, nachdem ich schon in früheren Arbeiten gezeigt hatte, dass sowohl die äußeren als auch „inneren" Degenerationszeichen häufiger hier wären, als bei Normalen, wie endlich auch die erbliche Belastung und die abnorme Veranlagung des Charakters von klein auf u. s. f. Manches weist endlich darauf hin, dass bei den Paralytikern auch gewisse embryonale Vorstufen der Ganglienzellen, Schichtenverlagerungen, Heterotopien und anderes häufiger sich vorfinden als bei Normalen,

4) Näcke: Die Gehirnoberfläche von Paralytikern. Ein Atlas von 49 Abbildungen etc. Leipzig, Vogel, 1909.

5) Näcke: Beiträge zur Morphologie der Hirnoberfläche. Arch. f. Psych. Bd. 46, Heft 2 (1910).

6) Näcke: Vergleichung der Hirnoberfläche von Paralytikern mit der von Geistesgestörten. Zeitschr. f. Psych. etc., Bd. 65.

d. h. also, dass auch der mikroskopische Bau der Hirnrinde und des Markes angeborene Veränderungen im Sinne von Entwickelungshemmungen aufweisen, die aber streng von oft ähnlich aussehenden, aber durch die spätere Krankheit bedingten Gebilden zu trennen sind. Die gefundenen Daten sind nun sicher. Es käme zunächst jetzt darauf an, dass sie auch bei größeren Nachuntersuchungen von anderen gefunden werden. Ich hoffe dies. Wenn dem so ist, dann ergibt sich von selbst die bedeutsame Wertung der Hirnoberfläche, d. h. der Windungen und der Größe der einzelnen Hauptlappen zueinander[7]). Daran werden die Gegenansichten Kohlbrugge's und Stieda's nichts ändern, welche beide pathologische und Verbrechergehirne nicht untersuchten. Sie können zunächst meine Befunde nicht leugnen, sie bemängeln nur die Schlüsse. Ich habe nie behauptet, dass der Paralytiker — ebensowenig wie der Verbrecher etc. — eine für ihn allein charakteristische Hirnoberfläche besitze oder dass die Hemmungsbildungen, welche ich nur bei meinen Paralytikern vorfand, nicht einmal auch bei Normalen sich zeigen könnten. Es handelt sich also — ich wiederhole es nochmals — bei Rassen- wie pathologischen Gehirnen bloß um Quantitätsunterschiede. Sie sind aber keine quantité négligeable, namentlich nicht die Entwickelungshemmungen. Letztere werden sich, das kann man wohl schon jetzt fast sicher annehmen, häufiger bei pathologischen Gehirnen vorfinden, sehr wahrscheinlich auch häufiger bei manchen niederen Rassen. Aber auch Häufigkeitsunterschiede gewisser weniger wichtiger Abweichungen werden sich wohl bei einzelnen Rassen, wie auch der Geschlechter[8]) aufstellen lassen. Das alles gilt aber selbstverständlich nur für große Reihen, nicht für das einzelne Gehirn, das sich von anderen nicht zu unterscheiden braucht. Das gleiche gilt ja auch von sonstigen Rassenunterschieden etc.

Es fragt sich nun zuletzt, wie wir diese selteneren Variationen, namentlich aber Entwickelungshemmungen, die sich mit dem Gange der Phylogenese nach vorwärts immer mehr verlieren, nennen wollen. Am äußeren Körper bezeichnen wir solche und ähnliche Bildungen

7) Es ist hierbei ganz gleichgültig, ob Flechsig (Stieda, l. c., p. 613) sagt, es sei sehr fraglich, ob es einen normalen Windungstypus gäbe, wie auch innerhalb welcher Grenzen dieser variieren kann. Wir fragen bei unseren Untersuchungen nicht nach dem normalen Windungstypus und seinen Variationen. Wir notieren einfach wieviele gewisser Bildungen bei Pathologischen, Rassen und normalen Europäern vorkommen. Ergibt sich bei dem Vergleich nun konstant ein großer Unterschied, so kann es sich nicht um reinen Zufall handeln, am wenigsten bei den Entwickelungshemmungen, besonders wenn auch ein gleiches Verhältnis bezüglich der „äußeren" und „inneren" Entartungszeichen sich ergibt.

8) Gewisse Unterschiede zeigen sich schon embryonal bei Knaben und Mädchen.

als Entartungszeichen, Stigmata, indem wir von der einfachen Erfahrung ausgehen, dass diese im allgemeinen mit der Minderwertigkeit des Gehirns an Zahl zunehmen. Sie sind uns aber nur „Symbole, Zeichen, Signale", die uns auf einen etwaigen ab ovo (selten später erworbenen) Defektzustand des zentralen Nervensystems aufmerksam machen sollen. Je zahlreicher diese Stigmata, je ausgebreiteter am Körper, besonders am Kopf, und je mehr sie wirkliche Hemmungsbildungen darstellen, um so mehr werden die Träger derselben auf einen angeboren nervösen Defektzustand hin verdächtig erscheinen. Das wird immerhin von Psychiatern und Kriminalanthropologen anerkannt und gilt zunächst auch nur von großen Reihen. In concreto wird man damit sehr vorsichtig verfahren und ja nicht den Betreffenden deshalb ohne weiteres als geisteskranken Verbrecher etc. hinstellen. Noch wertvoller als die äußeren Stigmata sind die „inneren", d. h. Abweichungen in der Bildung der hauptsächlichsten inneren Körperorgane, die meist in Menge und Dignität den „äußeren" parallel verlaufen[9]). Wichtiger endlich als diese anatomischen Stigmata sind aber die physio-biologischen, auf die ich aber hier nicht näher eingehen will.

Den anatomischen Stigmata kann man nun sehr gut gewisse seltene Variationen der Hirnfurchen an die Seite setzen, besonders die Hemmungsbildungen, und wir sahen, dass auch hier bis zu einem gewissen Grade ein Parallelgehen zur geistigen Höhe besteht. Ihre Menge und Dignität scheint endlich auch der der übrigen anatomischen Entartungszeichen parallel zu gehen. Ob man nun diese Gebilde Stigmata nennen will oder nicht, ist ganz irrelevant. Um nichts zu präjudizieren, möchte ich sie an der Hirnoberfläche vorläufig nur „seltenere Varietäten" nennen. Sollte sich aber, wie ich hoffe, ihr Hand in Hand gehen mit den übrigen Degenerationszeichen immer deutlicher herausstellen, so wäre auch gegen ihre Bezeichnung als „Stigmata" prinzipiell nichts einzuwenden.

---

9) Wenn Stieda (l. c., p. 613) meint, dass ich hier wie „in vielen Stücken" den Lehren Lombroso's huldige, so irrt er sehr. Ich war von jeher der größte Feind der Lombroso'schen Übertreibungen und in Deutschland ihr heftigster Gegner. Das hindert aber nicht, dass unter dem Wuste unkritisch behandelten und verarbeiteten Materials sich auch Goldkörner befinden und das gilt besonders bezüglich der Entartungszeichen, was freilich auch nicht ganz neu war. Wenn auch jetzt nur ganz wenige mit Lombroso einen Verbrechertypus und einen „geborenen" Verbrecher annehmen und den Verbrecher mit dem Epileptiker und dem moralisch Schwachsinnigen ohne weiteres identifizieren, so ist es zweifellos, dass im allgemeinen Verbrecher, welche so viele pathologische Zugehörige zählen, mehr Stigmata aufweisen als Normale, freilich keinerlei charakteristische. Und das bezieht sich sicher auch auf das Gehirn, trotzdem Lombroso hier, wie Sernoff und Spitzka namentlich nachwiesen, ganz liederlich und unkritisch arbeitete.

Ich weiß nun, dass Stieda speziell keine solchen anerkennt und nur von pro- und retrogredienten Bildungen, „Variationen" spricht, die sich überall und meist gleichzeitig vorfinden. Deshalb will er gewisse auch nicht „Anomalien" oder gar „Stigmata" nennen. Ob aber deutliche Entwickelungshemmungen (Freiliegen der Insel, des Kleinhirns, kleine Stirnlappen u. s. f.) noch unter den Begriff von „Variationen" fallen können, möchte ich doch sehr bezweifeln, zumal hier sehr oft ein sehr frühzeitiger intrauteriner krankhafter Prozess (oft von sehr geringfügiger Art) vorzuliegen scheint, also dann keine eigentliche idiopathische Entwickelungshemmung besteht[10]). Dass alle diese sog. Stigmen überall vorkommen, habe ich oben ja zugegeben. Die Hauptsache dabei ist — und das übersehen offenbar Kohlbrugge und Stieda —, dass große Quantitätsunterschiede hier in den einzelnen Reihen bestehen, besonders in den pathologischen Fällen. Wenn wir dann hier von Stigmata reden, so haben wir dazu wohl einigermaßen ein Recht. Der Ausdruck soll nur empirisch-klinisch aufgefasst werden. Ob die Anatomen sich damit befreunden werden, darauf kommt es hier weniger an.

Ich hoffe also, in kurzen Zügen selbst dem Nicht-Gehirnkenner dargelegt zu haben, dass auch die Hirnfurchung kein bloßes Ding des Zufalls ist[11]), sondern nach festen Regeln vor sich geht, vor allem aber sehr wahrscheinlich eine gewisse Beziehung zum geistigen Wesen des Menschen aufweist. Ich habe mich dabei, glaube ich, jeder Übertreibung enthalten und meine Erwägungen beruhen auf großen Reihen von Gehirnen, nicht auf einem einzelnen Exemplar. Hirnfurchung, Hirngewicht — natürlich richtig verstanden! — und das gegenseitige Größenverhältnis der einzelnen Lappen sind also durchaus nicht gleichgültige Dinge, wie sie manche, so Kohlbrugge und Stieda, hinstellen möchten. Sie sind sicher nicht die einzigen, aber immerhin wichtige Elemente zur Abschätzung des Intellekts und sie lassen hoffen, dass wir auf diesem Wege vielleicht einmal zur organischen Begründung von Genie und Talent gelangen werden. Stieda widerspricht sich übrigens zum Teil selbst. Auf S. 612 sagt er, dass „die Hirnwindungen und Furchen außerordentlich variieren und ihre Variationen deshalb ohne jegliche Bedeutung sind". Gleich darauf schreibt er aber: „Auch diese Furchen und Windungen lassen unzweifelhaft Unterschiede erkennen nach Alter, Geschlecht und Rasse." Er gibt hierfür also wenigstens ihre

10) Wenn es eine solche überhaupt gibt!

11) Darauf weist schon die Vererblichkeit gewisser Furchen und Furchungsstücke oder die Doppelseitigkeit derselben am selben Gehirn, wie das wiederholt konstatiert ward. Sogar an einem Thorakopagen konnte Bolk (Ref. Neurol. Centralbl. 1910, p. 1032) solches bestätigen.

Bedeutung zu und fährt dann fort: „Es ist Aufgabe der morphologischen Wissenschaft, diese festen und bestimmten Windungen festzustellen. Aber viele Furchen und Windungen, die außerdem im Gehirn vorkommen, sind ohne jegliche Bedeutung.“ Damit bestätigt er zum Teil wenigstens das, was wir oben ausführten und nie habe ich ja behauptet, dass jede beliebige Furche von Belang sei. Und wenn er endlich S. 113 meint: „Ich suche in dem feineren Bau des Hirns die Ursache für die Verschiedenheit der psychischen Funktionen . . .“, so ist derselbe wahrscheinlich allerdings noch wichtiger als die bloße äußerliche Konfiguration der Windung, woraus aber noch nicht folgt, dass letztere ganz nebensächlich erscheint, wie ja auch Stieda dies selbst kurz vorher ausführt.

Bombus hortorum L. an den Blüten der Kapuzinerkresse (Tropaeolum maius).

Von Dr. Marshall, Halle a. S.

Als ein Beweis für die Wahrheit des Sprichwortes „Not macht erfinderisch“ kann folgende Beobachtung dienen: An der auf dem Balkon blühenden Kapuzinerkresse machte sich eine Hummel (*Bombus hortorum*) eifrig zu schaffen. Da ich begierig war zu erfahren, wie sie es mit ihrem dicken Leibe anstellen würde, zu dem engen Honigbehälter zu gelangen, sah ich ihr eine Weile zu. Merkwürdigerweise versuchte sie gar nicht erst in die Blüte hineinzukriechen, sondern ließ sich stets auf dem Sporn der Blüte nieder, um an ihm herabzukriechen, bis sie eine Stelle fand, an der sie eine Weile unter eifriger Benützung der Zunge sitzen blieb. So besuchte sie etwa 10 Blüten, bis ein unvorsichtig ausgestoßenes Zigarrenrauchwölkchen sie vertrieb. Bei der Untersuchung der Blüten, an denen die Hummel gesessen hatte, zeigte sich am Sporn ein kleines Loch (s. Abbild. a), aus dem sich durch Saugen ein süßer Saft herausziehen ließ. Im Innern enthielt der Sporn reichliche Mengen von Honig. Dass die Hummel während ihres kurzen Besuchs das Loch erst gebissen haben könnte, ist nicht anzunehmen. Wahrscheinlich hatte sie früher schon einmal die Wahrnehmung gemacht, dass hier reichlich Honig sei, zu dem sie aber auf natürlichem Wege schlecht

gelangen konnte, worauf sie sich Zugang schaffte, indem sie die Wandung des Sporns durchbiss. Seitdem mag sie den Blüten gewohnheitsmäßige Besuche abgestattet haben. An einer Blüte war das Loch bedeutend nach unten verlängert, hier hatte die Hummel den Honig jedenfalls schon weggeleckt, soweit ihre Zunge reichte und dann das Loch erweitert, um zu neuen Süßigkeiten gelangen zu können (s. Abbild. b). Zu einer Zeit, wo der Klee verblüht ist und auch sonst die Blumen im Freien spärlich zu werden beginnen, mag diese Nahrungsquelle dem Insekt sehr willkommen sein, und so macht es sich der Honighinterziehung oder einer Art Zechprellerei schuldig, indem es den süßen Saft leckt ohne die dafür geforderte Gegenleistung, die Mitnahme des Blütenstaubes, zu gewähren.

Emil Walter. Der Flussaal.

Eine biologische und fischereiwirtschaftliche Monographie. 122 Abb. 8. XII u. 348 Seiten. Neudamm 1910. J. Neumann.

Eine Monographie über den Flussaal kann des allgemeinen Beifalls sicher sein. Ueber das Leben dieses Fisches hat die neuere Forschung vielfach Licht verbreitet. Noch ist nicht alles aufgeklärt, was ihn angeht. Aber das Gesicherte festzustellen, auf die noch klaffenden Lücken unserer Kenntnisse hinzuweisen, ist ein dankenswertes Unternehmen. Und das ist dem Verf. wohl gelungen. Er behandelt nacheinander die geographische Verbreitung und den Körperbau, die Frage, ob es mehrere Arten von Flussaalen gibt, die Lebensweise, Wachstum und Ernährung, die Feinde und Krankheiten, die Fortpflanzung, den Aaal als Objekt der Fischereiwirtschaft, den Fang des Aaals, die Aufbewahrung, Versand und Verpackung, den Konsum und Handel. Die Darstellung ist fließend und klar, allgemein verständlich und doch sachlich, so dass sie auch dem Mann der Wissenschaft Neues und Belehrendes bietet. Ueberall ist auf die Quellen verwiesen, welche zum großen Teil in fischereiwissenschaftliche Blätter enthalten und darum den Zoologen und Biologen von Fach weniger zugänglich sind. Es scheint dem Berichterstatter, dass die Zusammensetzung dieses massenhaften Materials überall mit derjenigen gesunden Kritik erfolgt ist, welche das Zuverlässige von den gemachten Behauptungen gut sichtet, so dass ein brauchbares, auch wissenschaftlichen Ansprüchen gerecht werdendes Buch zustande gekommen ist. P.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

Bd. XXX. 15. Dezember 1910. № 24.

Inhalt: **Papanicolau**, Experimentelle Untersuchungen über die Fortpflanzungsverhältnisse bei Daphniden (*Simocephalus vetulus* und *Moina rectirostris* var. *Lilljeborgii*) (Schluss). — Müller-Lyer, Der Sinn des Lebens und die Wissenschaft. — Hume, Untersuchung über den menschlichen Verstand. — Register.

Experimentelle Untersuchungen über die Fortpflanzungsverhältnisse der Daphniden (Simocephalus vetulus und Moina rectirostris var. Lilljeborgii).

Von **Dr. Georg Papanicolau.**

(Aus dem zoolog. Institut München.)

(Schluss.)

V. Einfluss der Kälte.

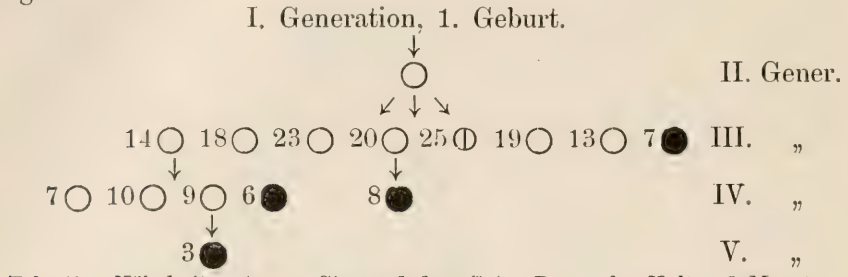
Als niedrige Temperatur habe ich 6—8 ° angewandt, ähnlich wie Issakowitsch (8 °) und Kuttner (6 °). Trotz der Einheitlichkeit der Methode haben diese zwei Forscher merkwürdigerweise ganz entgegengesetzte Resultate erzielt.

Nach den Angaben Issakowitsch's waren seine Kältekulturen immer kurzlebig; sie hatten eine noch stärkere Tendenz zur Bildung von gamogenetischen Tieren als die Zimmerkulturen. Es traten meist schon im ersten Wurf Männchen auf und bald starb aus Mangel an Weibchen die Kultur aus. Manchmal bildeten die Tiere, in die Kälte gebracht, sofort Ephippien. Auf der anderen Seite bestreitet Kuttner ganz und gar diesen Einfluss der Kälte und führt auch experimentelle Tatsachen als Stütze dieser Behauptung an.

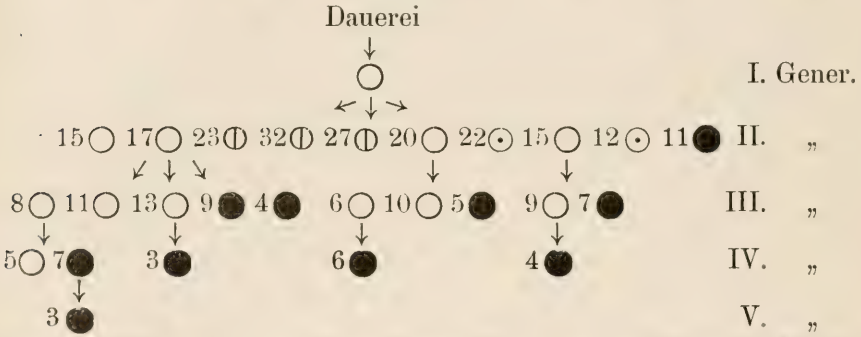
Die Fälle, die beide anführen, sind aber zu gering an Zahl (Kuttner hat nur bei *Simocephalus vetulus* und *Daphnia pulex* einige wenige Kälteversuche gemacht, die außerdem von zu kurzer

Dauer waren), um sichere Schlüsse ziehen zu können. Eine längere Einwirkung der Kälte hat bis jetzt niemand studiert. Sonst würde es schon bekannt sein, dass die Kälte mehr als die hohe Temperatur bei einer exzessiven Anwendung im Laufe relativ kurzer Zeit Degenerationserscheinungen einleitet.

Folgende zwei Tabellen (Tab. 17 u. 18) werden das deutlich zeigen.



Tab. 17. Kältekultur A von *Simocephalus* (Sa). Dauer der Kultur 6 Monate.



Tab. 18. Kältekultur B von *Simocephalus* (Sb). Dauer der Kultur $6^1/_2$ Monate.

Die Betrachtung dieser Tabellen zeigt, dass die niedrige Temperatur bei längerer Einwirkung eine frühzeitige Degeneration hervorbringt.

Dass hier nicht etwa schlechte Versorgung meiner Kältekulturen die Ursache dieser Degeneration war, beweist ein sehr interessantes Experiment, welches die Natur selbst zufällig gemacht hat und das von Stingelin (13) beschrieben worden ist.

In einem kleinen Weiher bei Münchensteiner war Mitte August eine Kolonie von *Moina brachiata* in gemischter Fortpflanzung. Am 4. September war der Weiher gänzlich ausgetrocknet. Am Anfang Oktober hat es geregnet und es sind aus den im Schlamm liegenden Dauereiern neue Tiere ausgeschlüpft. Bis Ende Oktober waren alle Individuen der Kolonie parthenogenetische Weibchen, was der langsamen Entwickelung bei niedrigerer Temperatur zuzuschreiben ist. Im November sind die äußeren Bedingungen sehr ungünstig geworden; die Tiere sind trotzdem parthenogenetisch geblieben bis

zu dem Moment, wo die ganze Kolonie zugrunde gegangen ist und zwar so vollständig, dass im nächsten Sommer in demselben Weiher keine Spur von *Moina brachiata* zu finden war.

Alle diese Fälle beweisen, dass eine sehr niedrige Temperatur, wenn sie auf die ersten Stadien der parthenogenetischen Entwickelung angewandt wird, nicht imstande ist, die Gamogenesis herbeizuführen, sondern direkt zur Degeneration führt. Bis hier scheint also Kuttner im Recht zu sein.

In der Periode des Übergangs von der Parthenogenesis zur Gamogenesis kann man sich aber überzeugen, dass die niedrige Temperatur wirklich die Gamogenesis begünstigt, wie es vielfach bis jetzt behauptet worden ist.

Um das zu beweisen, werde ich einige Experimente, die in der Zeit des Überganges gemacht worden sind, erwähnen.

A. *Simocephalus.*

1. Aus der fünften Geburt eines Tieres der sechsten Generation (Kultur Sa) habe ich 10 Weibchen bekommen, von denen ich 5 in der Zimmertemperatur weiter züchtete, die übrigen 5 in die Kälte brachte. Die ersten 5 haben Subitaneier gebildet, von den 5 Kältetieren hatten 2 Subitaneier, 3 Dauereier.

2. Aus der vierten Geburt eines Tieres der neunten Generation (Sa) sind 12 Weibchen geboren worden, von denen ich 6 in Kälte züchtete. Von denselben bildeten 2 Subitaneier, die 4 übrigen Dauereier, während die in der Zimmertemperatur weiter kultivierten ohne Ausnahme Subitaneier bildeten.

3. Aus der vierten Geburt eines Tieres der 14. Generation (Sa) entstammten 8 Tiere, von denen ich die Hälfte in die Kälte brachte. Alle 4 Tiere bildeten Dauereier, während von den in der Zimmertemperatur weiter kultivierten 4 Exemplaren 2 auch Dauereier, die anderen 2 aber Subitaneier bildeten.

B. *Moina.*

4. Von einem Tier der siebten Generation (Ma) wurden bei der zweiten Geburt 18 Weibchen aus violettblauen Eiern geboren, von denen ich die eine Hälfte in der Zimmertemperatur weiter züchtete, die andere Hälfte in die Kälte (8—10°)[18]) überführte.

Die ersteren haben alle Subitaneier gebildet, die der Kälte ausgesetzten ohne Ausnahme Dauereier.

5. Die dritte Geburt desselben Tieres ergab 23 Weibchen aus violettblauen Eiern. Ich kultivierte 12 unter denselben Bedingungen (Zimmertemperatur) und brachte die übrigen 11 in die Kälte. Von

18) Bei den meisten Kältekulturen von *Moina* habe ich eine relativ höhere Temperatur (8—10°) angewandt, die in einer Wanne mit fließendem Brunnenwasser leicht zu erreichen war, da diese Tiere empfindlicher gegen Kälte sind.

den ersteren bildeten 6 Dauereier, 6 Subitaneier, während die letzteren ohne Ausnahme Dauereier bildeten.

Ganz entsprechende Resultate haben mir die mit *Simocephalus* ausgeführten Massenkulturen angegeben, die ich unter verschiedenen Bedingungen züchtete.

1. Bei den Nachkommen eines Tieres der 10. Generation (2. Geburt) ergab die Wärmekultur (S. 771) als Maximum 134 Tiere und zwar im Verhältnis von 75,67% parthenogenetischen zu 24,33% gamogenetischen Tieren. In der Zimmertemperatur betrug das Maximum 185 Tiere und zwar 31,4% parthenogenetische, 68,6% gamogenetische Tiere. Die Kältekultur[19]) hatte als Maximum 189 Tiere, darunter 58 geschlechtsreife und zwar 13 parthenogenetische Weibchen, 24 Ephippialweibchen, 21 Männchen, d. h. ein Verhältnis von 22,42% parthenogenetischen zu 77,58% gamogenetischen Tieren. Die Zahl der gamogenetischen Tiere war also größer in der Kälte als in den anderen Temperaturen.

2. Bei den Nachkommen eines Tieres der 12. Generation (2. Geburt) ergab die Wärmekultur (S. 772) im Maximum 111 Tiere und ein Verhältnis von 80% parthenogenetischen zu 20% gamogenetischen Tieren. Die Zimmerkultur ergab mir als Maximum 143 Tiere und das Verhältnis von 43,33% parthenogenetischen zu 56,67% gamogenetischen Tieren. Das Maximum der Kältetiere betrug 156, darunter 37 geschlechtsreife Tiere und zwar 11 parthenogenetische Weibchen, 14 Ephippialweibchen, 12 Männchen, d. h. ein Verhältnis von 29,73% parthenogenetischen zu 70,27% gamogenetischen Tieren. Hier war also die Zahl der gamogenetischen Tiere in der Kälte größer als in der Zimmertemperatur und der Wärme.

Aus diesen Beispielen kann man schließen, dass die Kälte die gamogenetische Fortpflanzungsweise begünstigt, dass aber eine unvermittelte Abänderung der Kulturbedingungen, wie sie bis jetzt in der Regel ausgeübt wurde, eine rasch vor sich gehende Degeneration hervorruft. Deshalb haben die mit den proterogenotoken Tieren gemachten Experimente nur negative Resultate ergeben, während die mit mesogenotoken ein ganz anderes Bild zeigten.

Es ist damit ganz klar, warum Issakowitsch einerseits, Kuttner andererseits bei der Prüfung desselben Faktors und bei Anwendung derselben Methode ganz entgegengesetzte Resultate bekommen haben. Die Erklärung liegt darin, dass die Tiere, mit denen Issakowitsch und Kuttner experimentierten, verschiedenen Phasen angehörten. Die von Issakowitsch hatten schon eine starke Tendenz zur Gamogenesis, während die von Frl. Kuttner eine größere Tendenz zur Parthenogenesis besaßen.

19) Diese Massenkulturen habe ich zur Beschleunigung der Entwickelungsvorgänge bei etwas höherer Temperatur, nämlich bei 10° gehalten.

Weiterhin treten infolge der Kälteeinwirkung folgende Veränderungen auf:

1. Die Zahl der Eier vergrößert sich. Da die Kältekulturen sich nicht durch mehrere Generationen am Leben erhalten ließen, ist es mir unmöglich, einen tabellarischen Beweis zu geben. Aber aus einem Vergleich der Zahlen, die ich aus der Berechnung der Zahl der Eier bei den Generationen 1 (Kältekultur B, Tabelle 18) und 2 (Kältekultur A, Tabelle 17) in der Kälte bekommen habe, mit den entsprechenden Zahlen der Zimmerkulturen, sieht man, dass ein Unterschied zugunsten der Kälte existiert. So fand ich in der Kälte bei der ersten Generation einen Mittelwert von 19,4 für jede Geburt, bei der zweiten Generation 17,3, während die entsprechenden Zahlen in der Zimmertemperatur 17,4 und 15,9 betrugen (s. Tab. 2 S. 744).

2. Die Zahl der Würfe wird verringert: so habe ich in der Kälte bei einem Tier der ersten Generation 10 Geburten, bei einem der zweiten Generation 8 Geburten bekommen, während die entsprechenden Zahlen in der Zimmertemperatur auf 15 und 13 stiegen.

3. Die Größe der Subitaneier und der neugeborenen Tiere nimmt zu. In der Kälte fand ich als Mittelwert (statistische Berechnung aller 323 in der Kälte gemessenen Eier) 93,37 (gegen 89,34 in der Zimmertemperatur und 79,13 in der Wärme); für die neugeborenen Tiere fand ich eine Mittellänge von 0,70 mm (Zimmertemperatur 0,68 mm, Wärme 0,63 mm).

4. Die Entwickelungsgeschwindigkeit nimmt ab, da die Zeit von einer Häutung zur anderen beträchtlich zunimmt. So bekam ich als Mittelwert bei einer statistischen Berechnung aller in der Kälte beobachteten Fälle (6—8°) 17,23 Tage gegen 3,14—4,75 der Zimmertemperatur und 2,14—3,0 der Wärme. Die Entwickelungsgeschwindigkeit ist also viermal so klein in der Kälte als in der Zimmertemperatur.

5. Die Größenzunahme von Häutung zu Häutung nimmt zu. So fand ich als Mittelwert bei 30 Fällen mit Berechnung der Größenzunahme in allen Häutungen 0,146 mm (in der Zimmertemperatur 0,124 mm, in der Wärme 0,120 mm); mit Berechnung nur der ersten 6 Häutungen 0,199 mm (Zimmertemperatur 0,196 mm, Wärme 0,187 mm). Das Resultat dieser größeren Wachstumszunahme von Häutung zu Häutung ist, dass die Tiere bei der ersten Eibildung — die Zahl der Häutungen, die vor der Geschlechtsreife stattfinden, bleibt dieselbe in allen Temperaturen — größer als bei höherer Temperatur sind: Mittellänge für die Kälte 1,56, für die Zimmertemperatur 1,50, für die Wärme 1,40 mm. Die größten Tiere können über 2,6 mm erreichen.

Zusammenfassend kann man nun sagen, dass die Kälte:

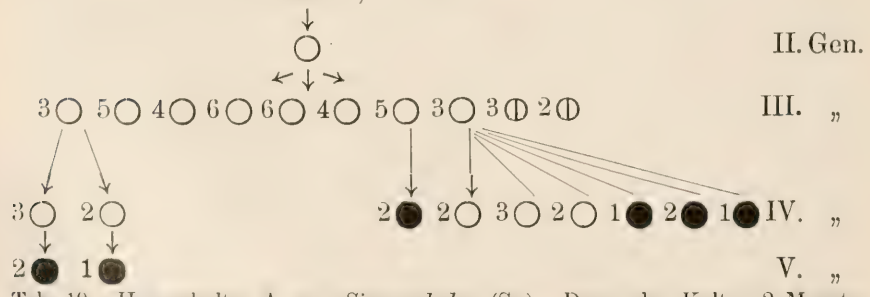
1. das Auftreten der gamogenetischen Fortpflanzung begünstigt,

2. bei längerer Wirkung degenerativ wirkt,
3. die Zahl der Eier vergrößert,
4. die Zahl der Würfe vermindert,
5. die Größe der Subitaneier und der neugeborenen Tiere befördert,
6. die Entwickelungsgeschwindigkeit vermindert,
7. die Wachstumsgröße zwischen zwei Häutungen befördert.

VI. Einfluss des Hungers.

Den Hunger habe ich in zweifacher Weise einwirken lassen: Einzelkulturen versetzte ich unvermittelt in den Hungerzustand, ebenso wie ich es bei der Anwendung der höheren und niedrigeren Temperatur getan habe: Ich brachte die Tiere in Gläser mit reinem filtriertem Wasser und ließ sie dort hungern. Die Gläser deckte ich immer sorgfältig zu, um die Entwickelung von Bakterien zu verhindern. Nur wenn die Tiere ganz erschöpft waren und nicht mehr Geschlechtsprodukte produzieren konnten, gab ich ihnen eine geringe Dose von Nahrung, so dass sie sich am Leben erhalten und Geschlechtsprodukte bilden konnten. Bei Massenkulturen dagegen ließ ich den Hungerzustand allmählich eintreten: ich fütterte eine Kultur erst reichlich und ließ sie dann langsam die Nahrung aufbrauchen, ohne sie zu ersetzen.

Die Resultate der ersten Kulturmethode waren ganz negativ. Es ist mir nicht gelungen, eine Begünstigung der gamogenetischen Fortpflanzung durch den Hunger zu bestätigen. Das einzige positive Resultat, was ich erhalten konnte, ist, dass der Hunger sowie die hohe und niedrige Temperatur bei unvermittelter Anwendung und längerer Einwirkung degenerativ auf die Organisation der Tiere wirkt. Das kann aus der folgenden Tabelle (19) ersehen werden, die eine Abzweigung von der ersten Geburt eines Tieres der ersten Generation von *Simocephalus* (Kultur Sa) darstellt.



Tab. 19. Hungerkultur A von *Simocephalus* (Sa). Dauer der Kultur 2 Monate.

Wie man sieht, ist die ganze Kultur innerhalb einiger Generationen in ganz analoger Weise wie die Kältekulturen A und B

(Tab. 17 u. 18) abgestorben, ohne irgendeine Tendenz der Gamogenesis erkennen zu lassen. Alle Nachkommen waren Weibchen, von denen die bis zur Geschlechtsreife verfolgten parthenogenetisch waren.

Eine ähnliche Degeneration sieht man auch bei den länger geführten Hungerkulturen Kuttner's, die ausschließlich mit der ersten Methode gezüchtet hat — besonders bei der Kultur O. Die Kultur N hat es länger ausgehalten (5 Generationen), vielleicht deshalb, weil Frl. Kuttner ihre Tiere reichlicher gefüttert hat als ich.

Issakowitsch dagegen hat nicht so lange kultiviert, da er von Anfang an positive Resultate gehabt hat. Bei allen seinen Kulturen traten nämlich ähnlich wie bei seinen Kältekulturen gleich gamogenetische Tiere auf, so dass keine längere Generationsfolge möglich war. Da Issakowitsch sowohl bei seinen Kälte- als bei den Hungerexperimenten dieselbe Methode der unvermittelten Anderung der Kulturbedingungen, wie Frl. Kuttner und ich angewandt haben, so muss die Abweichung seiner Resultate sich aus anderen Ursachen heraus erklären lassen und zwar wahrscheinlich daraus, dass er verhältnismäßig schwächere Tiere mit einer größeren Tendenz zur Gamogenesis als Stammtiere für seine Kulturen anwandte. Eine genaue Kontrolle seiner Stammtiere ist leider unmöglich, da über die Genealogie seiner Tiere keine Angaben gemacht worden sind. Jedenfalls scheint die Kolonie, aus welcher er seine Tiere genommen hat, sehr kurzzyklisch gewesen zu sein, wofür auch der Umstand spricht, dass die Tiere nicht direkt aus dem Freien, sondern aus einem Zuchtglas des zoologischen Instituts von München stammten. Sonst ist nicht zu erklären, wie er sowohl bei der Kälte als beim Hunger sofort gamogenetische Tiere in allen Fällen erzielt hat, während Frl. Kuttner und ich mehrmals negative Resultate erhalten haben.

Ganz andere Resultate gab mir dagegen die allmähliche Nahrungsentziehung bei Massenkulturen. Hier trat der die gamogenetische Fortpflanzung begünstigende Einfluss des Hungers deutlich hervor, wie aus folgenden Beispielen hervorgeht:

1. Aus den Nachkommen des zweiten Wurfes eines Tieres der 10. Generation (Sa) legte ich verschiedene Kulturen an, von denen mir die gut ernährte (s. oben S. 788) als Maximum 185 Tiere gab, darunter 16 parthenogenetische und 35 gamogenetische, d. h. ein Verhältnis von 31,4 % parthenogenetischen zu 68,6 % gamogenetischen Tieren. Die Hungerkultur ergab nun 111 Tiere als Maximum, darunter 27 geschlechtsreife Tiere und zwar 5 parthenogenetische Weibchen (3 ohne Eier im Brutraum), 7 Ephippialweibchen, 15 Männchen, d. h. ein Verhältnis von 18,51 % parthenogenetischen zu 81,49 % gamogenetischen Tieren.

2. Aus den Nachkommen der zweiten Geburt eines Tieres der

11. Generation legte ich zwei Massenkulturen in der Zimmertemperatur an, von denen ich die eine immer gut fütterte, die zweite anfangs gut ernährte, ohne dann das Futter zu ersetzen.

Die Nahrungskultur gab mir als Maximum 203 Tiere, davon 53 geschlechtsreife und zwar 33 parthenogenetische Weibchen, 14 Ephippialweibchen, 6 Männchen, was ein Verhältnis von 62,27% parthenogenetischen zu 37,73% gamogenetischen Tieren ergibt.

In der Hungerkultur betrug das Maximum 117 Tiere, darunter 28 geschlechtsreife und zwar 7 parthenogenetische Weibchen (3 ohne Eier im Brutraum), 8 Ephippialweibchen, 13 Männchen, d. h. ein Verhältnis von 25% parthenogenetischen zu 75% gamogenetischen Tieren.

3. Ein ähnliches Experiment habe ich mit zwei Nachkommen der ersten Geburt der 13. Generation (Sa) gemacht.

Die Futterkultur ergab als Maximum 217 Tiere, nämlich 24 parthenogenetische Weibchen, 12 Ephippialweibchen und 13 Männchen, d. h. ein Verhältnis von 48,98% parthenogenetischen zu 51,02% gamogenetischen Tieren.

Die Hungerkultur hatte im Maximum 96 Tiere, nämlich 5 parthenogenetische Weibchen, 6 Ephippialweibchen und 12 Männchen, was ein Verhältnis von 21,73% parthenogenetischen zu 78,27% gamogenetischen Tieren ergibt.

Aus diesen Beispielen ist es klar, dass langsam und progressiv eintretender Nahrungsmangel das Auftreten der gamogenetischen Fortpflanzung begünstigt, während unvermittelte Nahrungsentziehung zur Degeneration führt.

Zu ähnlichen Resultaten ist in der Neuzeit Woltereck (11) gekommen, freilich auf einem anderen Wege. Derselbe versuchte durch reichliche Nahrung und mittlere bis hohe Temperatur das Auftreten der Gamogenesis zu verhindern. Es ist ihm wirklich gelungen, eine Kultur von *Daphnia pulex (obtusa)* über ein Jahr lang in reiner parthenogenetischer Fortpflanzung zu erhalten, während Kolonien derselben Art im Freien in vier Monaten ihren Zyklus durchmachen. Leider gibt uns Woltereck keine näheren Angaben darüber, ob er nur proterotoke Tiere kultiviert hat oder Tiere aller Geburten. Es ist deshalb nicht zu entscheiden, inwieweit hier eine Wirkung der günstigen äußeren Bedingungen vorliegt oder ob die Resultate einfach dadurch zu erklären sind, dass eine unbewusste Selektion proterogenotoker Tiere stattgefunden hat; dieselben besitzen aber, wie ich schon erläutert habe, bis in die letzten Generationen hinein eine sehr starke Tendenz zur Parthenogenesis.

Auf den Einfluss des Hungers lassen sich ferner noch folgende Erscheinungen zurückführen[20]):

20) Alle Angaben beziehen sich auf *Simocephalus*.

1. Die Zahl der Würfe hungernder Tiere beträgt nicht mehr als 4—5 (s. Tab. 19).

2. Die Zahl der Eier wird stark reduziert. In einer Kolonie, die schon längere Zeit (über eine Generation) dem Hunger ausgesetzt war, kann man sehr selten Tiere mit mehr als 2—3 Eiern finden (s. Tab. 19).

3. Die Größe der Eier wird ebenfalls vermindert: eine statistische Berechnung aller Fälle (173), die ich genauer untersucht habe, ergab eine Mittelgröße von 82,12 mm (Zimmertemperatur — Nahrung — 89,34 mm).

4. Die Größe der neugeborenen Tiere nimmt ab; eine statistische Berechnung aller Fälle (322) ergab die Mittellänge von 0,66 mm (Zimmertemperatur — Nahrung — 0,68 mm).

5. Das Tempo der Entwickelung wird verzögert: Die Zwischenzeit von Geburt zu Geburt beträgt 4—7 Tage (in Futterkulturen 3,14—4,75 Tage).

6. Das durchschnittliche Wachstum zwischen je zwei aufeinanderfolgenden Häutungen wird verringert: Die Mittelwerte des Wachstums von Häutung zu Häutung betragen bei Berechnung sämtlicher Häutungen 0,100 mm (gegenüber 0,124 mm in Futterkulturen). Bei Berücksichtigung nur der ersten 6 Häutungen 0,125 mm (gegen 0,196 mm der Futterkulturen).

Die Tiere erreichen ihre Geschlechtsreife gewöhnlich bei einer späteren Häutung (5. oder 6.) mit einer Länge von 1,33—1,41 mm (in der Nahrung 1,50 mm). Die größten Tiere waren 1,66 mm lang (in der Nahrung 2,50 mm).

Fassen wir die durch die Einwirkung des Hungers erzielten Resultate zusammen, so stellen wir demnach fest:

1. Bei allmählicher Überführung in den Hungerzustand begünstigt derselbe die gamogenetische Fortpflanzung.

2. Der Hunger führt bei exzessiver und langandauernder Einwirkung zur Degeneration.

3. Er reduziert die Zahl der Eier und Würfe.

4. Er vermindert die Größe der Eier und der neugeborenen Tiere.

5. Er verlangsamt die Entwickelungsgeschwindigkeit.

6. Er vermindert das Wachstum zwischen zwei Häutungen.

VII. Einfluss der Stoffwechselprodukte.

In der letzten Zeit ist Langhans (12) durch Experimente und Beobachtungen zu der Ansicht gekommen, dass die von den Tieren selbst produzierten Stoffwechselprodukte einen großen Einfluss auf die Lebens- und Fortpflanzungserscheinungen der Daphniden besitzen. Er hielt nämlich vier verschiedene Arten von *Daphnia (magna, pulex, obtusa* und *longispina)* in Einzelkulturen und Massen-

kulturen (die Genealogie der Tiere fehlt) und beobachtete, dass bei den letzteren die Vermehrung der Individuenzahl nach kurzer Zeit aufhört und bei einer großen Anzahl von Tieren degenerative Organisationsstörungen (Unregelmäßigkeit der Häutung, Herabsetzung der Fruchtbarkeit, Verlangsamung der Entwickelung, große Sterblichkeit u. s. w.) eintreten. Er bemerkte auch, dass die Dauereibildung stets zur Zeit des Maximums der Individuenzahl einsetzt. In den Einzelkulturen dagegen werden alle diese Erscheinungen vermisst. Langhans hat nun die Behauptung ausgesprochen, dass alle diese Erscheinungen als das Resultat der Ansammlung und der schädlichen Wirkung der Exkretstoffe der Tiere zu betrachten sind und suchte diese Auffassung auch auf das Leben im Freien zu übertragen. Ich glaube, dass diese Schlussfolgerung nicht ganz berechtigt ist. Denn es ist ganz natürlich, dass in einer Massenkultur, wo Nachkommen aller Geburten miteinander vermischt sind, sowohl gamogenetische als auch metagenotoke degenerierte Tiere in größerer Zahl auftreten müssen, während bei Einzelkulturen, wo gewöhnlich nur kräftige proterotoke Tiere weiter gezüchtet werden, solche Erscheinungen viel seltener sind oder gar nicht auftreten.

Auch die Tatsache, dass die Dauereibildung stets zur Zeit des Maximums der Individuenzahl eintritt, wie ich auch oben angegeben habe, ist nicht durch den Einfluss eines äußeren Faktors zu erklären, sondern durch das relativ späte Auftreten der gamogenetischen Tiere und durch ihre langsame Entwickelung.

Damit will ich natürlich nicht bestreiten, dass die Bestimmung der Individuenzahl in einem Kulturglas von den Exkretstoffen der Tiere abhängig sein kann; aber auch diese Wirkung ist nicht ganz klar erwiesen, da manchmal in ganz kleinen Gläsern — wie auch Woltereck (11, S. 169) angibt — eine ungeheure Menge von Individuen zusammenleben können, ohne dabei irgendeine Schädigung zu zeigen.

Um das Vorhandensein einer spezifischen Wirkung der Stoffwechselprodukte auf die Fortpflanzungsverhältnisse zu kontrollieren, habe ich folgendes Experiment angestellt: Ich habe das Wasser zweier verschiedener Kolonien von *Simocephalus*, von denen die eine in parthenogenetischer, die andere in beginnender geschlechtlicher Fortpflanzung sich befanden, umgetauscht. Die parthenogenetische Kolonie gehörte der 11. Generation an und bestand aus 93 Tieren: 24 Weibchen mit Subitaneiern, 41 unreifen Weibchen und 28 neugeborenen Tieren[21]).

Die geschlechtliche Kolonie gehörte der 13. Generation an und bestand aus 113 Tieren, nämlich 12 Weibchen mit Subitaneiern,

21) Vor der ersten Häutung konnte ich an den sekundären Geschlechtscharakteren das Geschlecht der Tiere nicht unterscheiden.

3 Weibchen mit Ephippien, 64 unreifen Weibchen und 34 neugeborenen Tieren. Ich tauschte das Wasser am 31. Dezember 1909 um und untersuchte in den nächsten Tagen die beiden Gläser sorgfältig. Am 4. Januar 1910 waren in der parthenogenetischen Kultur der 11. Generation 74 Tiere und zwar 26 mit Subitaneiern, 25 unreife Weibchen, 23 neugeborene; also keine Spur von gamogenetischer Fortpflanzung. In der geschlechtlichen Kultur der 13. Generation waren 123 Tiere, nämlich 10 Weibchen mit Subitaneiern, 14 Weibchen mit Ephippien, 69 unreife Weibchen, 1 Männchen und 29 Neugeborene. Die Gamogenesis war also weiter fortgeschritten, obgleich die Tiere in neues, aus einer parthenogenetischen Kultur stammendes Wasser gebracht worden waren. Daraus ist zu schließen, dass die Beschaffenheit des Wassers keine spezifische Wirkung auf die Fortpflanzungsverhältnisse der Daphniden besitzt.

Aus allen diesen Erörterungen kann man nun den Schluss ziehen, dass die Konzentration der von den Tieren produzierten Stoffwechselprodukte eine Rolle bei der Bestimmung der Zahl in einem beschränkten Raum zusammenlebender Tiere spielen kann, dass es aber bis jetzt nicht bewiesen ist, dass sie auch eine spezifische Wirkung auf andere Lebenserscheinungen der Tiere besitzt und dass sie sogar als ein im Freien wirkender Faktor betrachtet werden müsse.

VIII. Einfluss der chemischen Reaktion des Wassers.

Da in meinen Kulturgläsern, wo mehrere Tiere zusammenlebten und wo natürlich gamogenetische Tiere öfters aufzufinden waren, immer eine stärkere alkalische Reaktion festzustellen war, als im Wasser der Einzelkulturen, habe ich es als möglich betrachtet, dass die alkalische Beschaffenheit des Wassers ein die gamogenetische Fortpflanzung begünstigender Faktor sei. Um die Richtigkeit dieser Vermutung zu prüfen, kultivierte ich einige kräftige Weibchen der proterogenotoken Periode in einer sauer reagierenden Flüssigkeit (allmählicher Zusatz von Zitronensäure), andere, Geschwister der ersteren, in einer alkalisch reagierenden Flüssigkeit (allmählicher Zusatz von Natrium carbonicum), während ich eine Kontrollkultur unter normalen Kulturbedingungen führte. Die Tiere bildeten in allen drei Kulturen Subitaneier. Der einzige Unterschied bestand darin, dass die in den unnatürlichen Verhältnissen kultivierten Tiere eine große Sterblichkeit und eine langsamere Entwickelung zeigten.

Dieses Experiment wiederholte ich dreimal, immer mit proterotoken Exemplaren von *Simocephalus* und bekam überall negative Resultate. Die Art der Reaktion des Wassers scheint also ohne spezifische Bedeutung auf die Fortpflanzungsverhältnisse der Daphniden zu sein.

IX. Cytologische Befunde und theoretische Erörterungen.

Für die eigentümlichen Fortpflanzungsverhältnisse der Daphniden, welche in den voranstehenden Kapiteln besprochen wurden, hat in der letzten Zeit Issakowitsch (7) auf Grund der Kernplasmarelationstheorie R. Hertwig's eine kausale Erklärung versucht. Wie es aus Untersuchungen R. Hertwig's (16) und seines Schülers M. Popoff an Protozoen (*Actinosphaerium*, *Paramaecium*, *Dileptus*, *Didinium*, *Frontonia*, *Stylonychia*) sich herausgestellt hat, führt fortgesetzte Teilung eines Tieres zur übermäßigen Vergrößerung seiner Kernmasse im Verhältnis zum Protoplasma und damit unter Umständen zu einem Depressionszustand. Die Tiere haben in diesem Zustand nicht mehr die Fähigkeit, sich durch Teilung zu vermehren und gehen zugrunde, wenn nicht eine Reorganisation ihres Baues durch Eliminierung eines Teils der Kernmasse oder durch Befruchtung eintritt. Diesen Tatsachen zufolge hat nun Issakowitsch die Vermutung ausgesprochen, dass die Fortpflanzungserscheinungen der Daphniden auf diesem Wege einer einfachen kausalen Erklärung zugänglich sind. Die fortgesetzte parthenogenetische Fortpflanzung ähnlich wie die agame Teilung bei den Protozoen führt zu einer Störung der Kernplasmarelation zugunsten der Kernmasse und damit zu einem Depressionszustand. Die Eierstockepithelzellen der in Depression befindlichen Tiere können infolge ihrer herabgesetzten Lebenstätigkeit nicht mehr den Eiern die zu ihrer Entwickelung genügende Nahrung zuführen, so dass die letzteren zur Auflösung und Absorption anderer jüngerer Keimgruppen gezwungen sind. Da aber auch die Eier selbst zum größten Teil sich in Depression befinden, können sie sich dieses angehäuften Nährmaterials nicht bemächtigen und verharren in einem Ruhezustand. So entstehen die durch ihre auffallende Größe charakterisierten Dauereier, die befruchtet werden müssen, um sich entwickeln zu können; sonst gehen sie zugrunde, wie das in ähnlicher Weise auch bei den in Depression befindlichen Protozoen vorkommt. Gegen diese einfache und konsequente Erklärung Issakowitsch's könnte man einwenden, dass sie ganz theoretischer Natur war; sie ist deshalb von Strohl (9b) energisch bekämpft worden.

Um die Richtigkeit dieser theoretischen Auffassung und die Möglichkeit ihrer Anwendung auf die Fortpflanzungsverhältnisse der Daphniden zu prüfen, fixierte ich einen großen Teil meiner Kulturtiere[22]) und suchte ein Gewebe, auf welchem genaue Bestimmungen der Zellen- und Kerngröße durchführbar wären. Als solches erwies sich das Epithelialgewebe des Darmes, welches aus polygonalen abgeplatteten Zellen besteht und leicht auf Zupfpräparaten[23]) zu studieren ist.

22) Wegen der Einfachheit der Methode mit Carnoy'scher Flüssigkeit.

23) Als Färbungsmethode habe ich bis jetzt nur Boraxkarmin angewandt.

Das umfangreiche Material, welches ich zur Lösung dieser Fragen einlegte, konnte ich bis jetzt aus Mangel an Zeit nur teilweise verarbeiten, deshalb sind noch meine Untersuchungen sehr beschränkt und können nicht als endgültige Lösung der Frage angesehen werden; da sie aber bedeutende Unterschiede in der Größe der Zellen und Kerne in verschiedenen Phasen der Fortpflanzung und bei verschiedenen Kulturbedingungen zeigen, werde ich diese hier besprechen und durch einige Zeichnungen erläutern (s. Taf. 3).

Die Fig. 1 zeigt eine Zahl von Darmzellen eines parthenogenetischen Weibchens der vierten Generation (Kultur Md) von *Moina* aus der ersten Geburt (proterogenotoke Periode) im Stadium der ersten Eibildung mit einer Totalgröße von 1,15 mm (Länge) zu 0,66 mm (Breite), welches in der Wärme geboren und kultiviert war.

Die Fig. 2 zeigt eine Zahl von Darmzellen eines parthenogenetischen Weibchens der zweiten Generation (Kultur Mb) ebenfalls von *Moina* aus der ersten Geburt (proterogenotoke Periode) in demselben Stadium der ersten Eibildung, von 1,20 mm Länge zu 0,93 mm Breite, welches der Zimmerkultur entstammte.

Die Fig. 3 lieferte ein parthenogenetisches Weibchen der vierten Generation (Kultur Mb) von *Moina* aus der zweiten Geburt (Übergang von der Parthenogenesis zur Gamogenesis) in demselben Stadium der ersten Eibildung, von 1,33 mm Länge zu 0,83 mm Breite, aus der Zimmerkultur.

Die Fig. 4 gehört einem Ephippialweibchen der vierten Generation (Kultur Mb) von *Moina* an, aus der zweiten Geburt (Geschwister des Tieres der Fig. 3) bei der ersten Eibildung, von 1,36 mm Länge zu 0,90 mm Breite, aus der Zimmerkultur.

Die Fig. 5 gehört einem Tier der dritten Generation (Kultur Mb) von *Moina* an, aus der ersten Geburt (proterogenotoke Periode) bei der zweiten Eibildung, von 1,21 mm Länge zu 0,68 mm Breite, aber aus einer Hungerkultur bei Zimmertemperatur.

Die Fig. 6 zeigt ebenfalls Darmzellen eines parthenogenetischen Weibchens von *Simocephalus* der zweiten Generation (Kultur Sa) aus der ersten Geburt (proterogenotoke Periode) bei der ersten Eibildung, von 1,58 mm Länge zu 1,06 mm Breite, aus einer Zimmerkultur.

Die Fig. 7 endlich zeigt Darmzellen eines parthenogenetischen Weibchens von *Simocephalus* der dritten Generation (Kultur Sa) aus der ersten Geburt (proterogenotoke Periode) bei der ersten Eibildung, von 1,53 mm Länge zu 1,0 mm Breite, aus einer Kältekultur.

Vergleicht man die Figuren 2, 3 und 4, welche die Verhältnisse unter normalen Kulturbedingungen (Zimmertemperatur — Nahrung) zeigen, miteinander, so sieht man, dass Zellgröße, Korngröße und Chromatinreichtum von der parthenogenetischen (Fig. 2) bis zur gamogenetischen Periode (Fig. 4) beträchtlich zunehmen.

Der Übergang also von der Parthenogenesis zur Gamogenesis bringt eine Vergrößerung der Zellen, der Kerne und des Chromatinreichtums mit sich.

Wenn man nun die Zellen eines in der Wärme gezüchteten proterogenotoken Tieres (Fig. 1) mit den Zellen eines in der Zimmertemperatur kultivierten ähnlichen Tieres (Fig. 2), vergleicht, so sieht man, dass im ersten Fall die Zellen und Kerne kleiner sind als im zweiten. Die Wärme also verkleinert nicht bloß die Tiere im ganzen, sondern auch ihre histologischen Elemente. Die kleinere Gestalt der Tiere in der Wärme ist damit nicht auf die Beschränkung der Zahl der Zellen, sondern auf die Verkleinerung der Zellen zurückzuführen.

Aus einer Vergleichung der Fig. 5 mit der Fig. 2 geht hervor, dass auch der Hunger (unvermittelte, plötzliche Nahrungsentziehung) eine beträchtliche Vergrößerung der Zellen bewirkt.

Bei *Simocephalus* scheinen diese Unterschiede nicht so beträchtlich zu sein — deshalb ist vielleicht dieser Art weniger empfindlich gegen äußere Einwirkungen als *Moina* —, auch die Isolation des relativ kleineren Darmes ist nicht so einfach wie bei *Moina*. Ich habe daher *Simocephalus* wenig untersucht; der Vergleich der beiden auf *Simocephalus* sich beziehenden Figuren (6 u. 7) lehrt aber, dass auch hier Unterschiede bestehen zwischen den Zellen eines proterogenotoken Tieres, welches in der Zimmertemperatur kultiviert war, und eines ebenfalls proterogenotoken Weibchens, welches in der Kälte geboren und aufgewachsen ist. Die Kälte wirkt also umgekehrt wie die Wärme, indem sie die Zellen vergrößert.

Dass diese wenigen Fälle, die ich hier anführe, eine vollständige Beweiskraft besitzen, kann ich natürlich nicht behaupten. Zur Lösung dieser wichtigen Frage müssen eingehendere Untersuchungen angestellt werden; vor allem muss die Variationsgröße der Darmzellen eines und desselben Tieres, ferner von Tieren, die unter gleichen äußeren Bedingungen gezogen wurden und demselben Stadium der Kultur entstammen, genau festgestellt werden.

Immerhin ist es nicht wahrscheinlich, dass die hier angegebenen so beträchtlichen Größenunterschiede individuelle Verschiedenheiten darstellen. Wenig wahrscheinlich scheint mir auch die Annahme, sie seien einfache Zufallsprodukte, da diese zytologischen Befunde in voller Übereinstimmung mit den oben angegebenen Resultaten der Züchtung stehen. Es war ja bestätigt, dass die Wärme die Parthenogenesis begünstigt, während Kälte und Hunger eine entgegengesetzte Wirkung besitzen. Ganz analoge Ergebnisse liefert die zytologische Untersuchung: die parthenogenetischen Tiere besitzen kleinere Zellen und Kerne als die gamogenetischen; die Wärme verkleinert die Größe der Zellen und Kerne, wirkt also zugunsten der Parthenogenesis. Kälte und Hunger vergrößern die Zellen und Kerne, wirken also zugunsten der gamogenetischen Fortpflanzung.

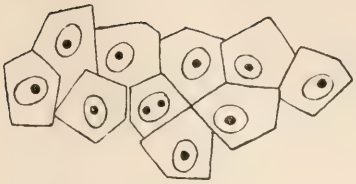


Fig. 1.

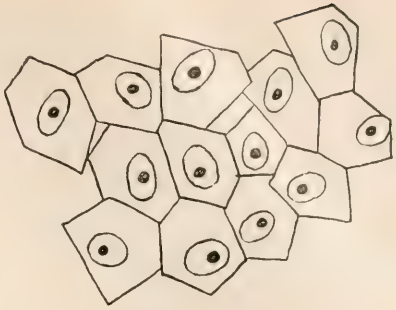


Fig. 2.

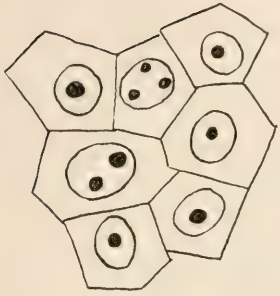


Fig. 3.

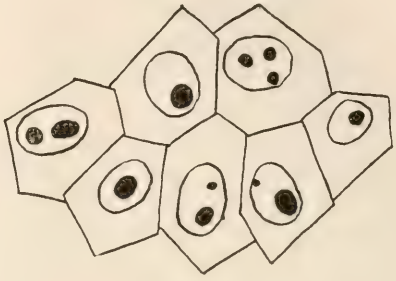


Fig. 4.

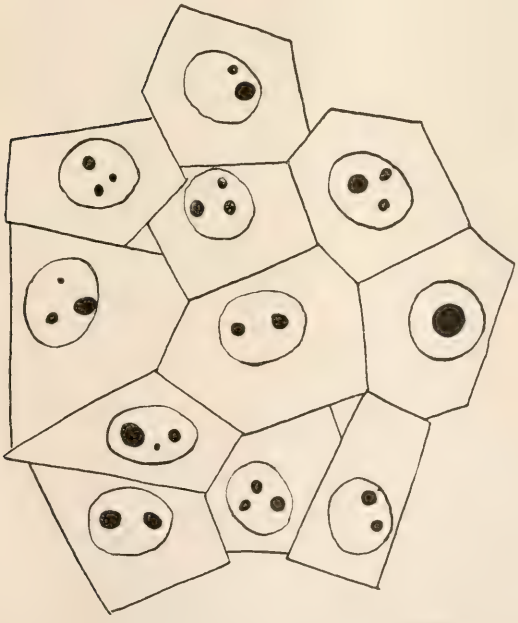


Fig. 5.

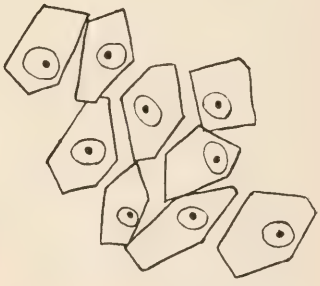


Fig. 6.

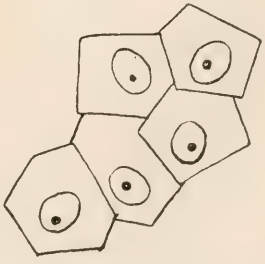


Fig. 7.

Tafel III.

Konturzeichnungen von Darmzellen aus *Simocophalus* (Fig. 6—7) und *Moina* (Fig. 1—5). Ocul. 8, Obj. 7, Tub. 15.

Diese interessanten Beobachtungen, welche zugunsten der Kernplasmarelationstheorie R. Hertwig's und der auf Grund derselben von Issakowitsch gegebenen Erklärung der Fortpflanzungsverhältnisse bei Daphniden sprechen, haben meine Auffassung über die Wirkung der äußeren Faktoren modifiziert. In meiner vorläufigen Mitteilung (18) vertrat ich die Ansicht, dass die äußeren Faktoren nur eine ganz beschränkte Wirkung ausüben, welche nur in einer kurzen Periode — der des Übergangs von der Parthenogenesis zur Gamogenesis — zur Geltung gelangt. Ich habe jetzt die Auffassung gewonnen, dass die damals geäußerte Ansicht eine Einschränkung erfahren muss; ich glaube, dass die früher von mir erzielten negativen Resultate bei Hunger- und Kälteeinwirkung dadurch bedingt sind, dass die beiden Faktoren zu rasch und unvermittelt einwirkten. Eine derartige exzessive Wirkung verändert die Zellen über die Grenzen hinaus, innerhalb deren sie ihre physiologischen Funktionen in normaler Weise auszuüben imstande sind. Infolgedessen können die Tiere unter solchen Bedingungen sich nicht mehr normal entwickeln und sterben nach längerer oder kürzerer Zeit infolge fortschreitender Degeneration ab[24]). Deshalb betrachte ich weder meine Experimente noch die aller früheren Experimentatoren, von denen dieselben Methoden angewandt worden sind, als genügend, um von dem Grad der Wirkung der äußeren Faktoren ein richtiges Bild zu geben.

Dass aber eine solche Wirkung existiert und dass die Fortpflanzungsverhältnisse bei den Daphniden (wenigstens bei den von mir geprüften Arten) nicht unabhängig von äußeren Einflüssen vor sich gehen, das scheint mir aus den oben gemachten Erklärungen als sicher bewiesen zu sein.

Ich möchte meine Arbeit nicht abschließen, ohne nicht meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Richard von Hertwig, für die mir erteilten Anregungen und Ratschläge, sowie Herrn Professor Richard Goldschmidt und Herrn Dr. Max Jörgensen für das meine Untersuchungen fördernde Entgegenkommen aufrichtig zu danken

Erklärung der Zeichen.

◯ = parthenogenetische ♀,
⊙ = ♂,
◑ = Ephippialweibchen,
◐ = nicht auf ihre Geschlechtlichkeit geprüfte ♀.
● = degenerierte Tiere.

Literaturverzeichnis.

1. O. F. Müller: Entomostraca seu insecta testacea, Lipsiae et Hanviae 1785.
2. Sir John Lubbock: An account of the two methods of Reproduction in

24) Interessant ist, dass im Hungerzustand nicht bloß das Aussterben meiner Kulturen früher eintrat, sondern auch die Zellenveränderungen beträchtlich größer waren, was es noch unwahrscheinlicher macht, die Zellveränderungen als zufällige anzusehen.

Daphnia and of the structure of the ephippium. Philosoph. Transact. of Royal Soc. Lond. Bd. 5, 1857.

3. W. Kurz: Über androgyne Missbildung bei Cladoceren. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wissensch. Wien, Bd. 69, 1874.
4. Schmankewitsch: Über das Verhältnis der *Artemia salina* zur *Artemia Mühlhausenii* und dem Genus *Branchipus*. Ztschr. f. wiss. Zool. Supplementband zum 25. Band 1875.
5. A. Weismann: Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden. Abh. 7. Ztschr. f. wiss. Zoologie Bd. 33, 1880.
6. L. B. de Kerhervé: a) De l'apparition provoquée des ephippies chez les Daphnies (*Daphnia magna*). Mém. soc. zool. France T. 5, 1892.
   b) De l'apparition provoquée des mâles chez les Daphnies. Mém. soc. zool. France T. 8, 1895.
7. Issakowitsch: a) Geschlechtsbestimmende Ursachen bei den Daphniden. Arch. f. mikrosk. Anatomie Bd. 69, 1906.
   b) Es besteht eine zyklische Fortpflanzung bei den Daphniden, aber nicht im Sinne Weismann's. Biol. Centralbl. Bd. XXVIII, 1908.
8. Keilhack: Zur Biologie von *Polyphemus pediculus*. Zoolog. Anzeig. Bd. 30, 1906.
9. Hans Strohl: a) Die Biologie von *Polyphemus pediculus* und die Generationszyklen der Cladoceren. Zool. Anz. Bd. 32, 1907.
   b) Polyphemusbiologie, Cladocereneier und Kernplasmarelation. Intern. Rev. d. ges. Hydrobiologie und Hydrographie Bd. I, 1908.
10. Olga Kuttner: Untersuchungen über Fortpflanzungsverhältnisse und Vererbung bei Cladoceren. Intern. Rev. d. ges. Hydrobiol. und Hydrogr. Bd. II, 1909.
11. R. Woltereck: Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphniden. Verh. d. deutsch. zool. Gesellsch. auf der 19. Jahresversamml. zu Frankfurt a. M., 1909.
12. V. H. Langhans: Über experimentelle Untersuchungen zu Fragen der Fortpflanzung, Variation und Vererbung bei Daphniden. Ibid.
13. Th. Stingelin: Über jahreszeitliche, individuelle und lokale Variation bei Crustaceen nebst einigen Bemerkungen über die Fortpflanzung bei Daphniden und Lynceiden. Forschungsber. der biolog. Station zu Plön. V. Teil, 1897.
14. Paul Kapterew: Experimentaluntersuchungen über die Frage vom Einflusse der Dunkelheit auf die Gefühlsorgane der Daphnien. Biol. Centralbl. Bd. XXX, 1910.
15. Wolfgang Ostwald: Experimentelle Untersuchungen über den Saisonpolymorphismus bei Daphniden. Archiv für Entwickelungsmechanik, 18. Bd., 1904.
16. R. Hertwig: a) Über physiologische Degeneration bei Protozoen. Sitzungsber. d. Ges. f. Morph. u. Physiol. München 1900, 1. Heft.
   b) Über das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma. Sitzungsber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München. Sitzungen v. 1. Nov. 1902 u. 19. Mai 1903.
   c) Über Korrelationen von Zell- und Kerngröße und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle. Biol. Centralbl. Bd. XXIII, Nr. 2, 1903.
   d) Über das Problem der sexuellen Differenzierung. Verh. d. deutsch. zool. Ges. in Breslau, 1905.
   e) Über neue Probleme der Zellenlehre. Arch. f. Zellforsch. Bd. 1, 1908.

17. M. Popoff: a) Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen. Arch. f. Protistenk. Festschr. f. R. Hertwig 1907.
b) Experimentelle Zellstudien. Arch. f. Zellforsch. Bd. I, 1908 u. III, 1909.
18. G. Papanicolau: Bedingungen der sexuellen Differenzierung bei Daphniden. Biol. Centralbl. Bd. XXX, 1910, S. 430—440.

München, den 9. Juli 1910.

F. Müller-Lyer. Der Sinn des Lebens und die Wissenschaft.

München 1910 (J. F. Lehmann). 290 S.

Das Buch ist der erste Band und zugleich die Vorrede eines großen literarischen Unternehmens des Verfassers. Es handelt sich um eine Gesellschaftslehre, die aus einer Reihe von Ueberblicken und Einzeldarstellungen besteht und den Gesamttitel führt: Die Entwickelungsstufen der Menschheit. Der zweite Band erschien schon im Jahre 1908 unter dem Titel: „Phasen der Kultur und Richtungslinien des Fortschritts. — Die Thesen, die der Verfasser verteidigt, sind: 1. „... Eine Philosophie, die dem geistigen Bedürfnis unserer Zeit genügen soll, muss durch Erfahrung, d. h. durch wissenschaftliche Bearbeitung von Tatsachen erschlossen, muss auf dem Boden der Wissenschaft aufgebaut werden. 2. Die Versuche, die gemacht wurden, um ausschließlich auf Grundlage der Naturwissenschaften diesen Bau aufzurichten, waren sämtlich einseitig und deshalb irrig und unbefriedigend; sie müssen endgültig als fehlgeschlagen betrachtet werden. 3. Die moderne Kulturwissenschaft (Soziologie) hat dem menschlichen Geist ein neues Reich des tatsächlichen Wissens erobert. Und wenn wir dieses Wissen vom Menschen mit unserem Wissen von der Natur vereinigen, dann sind wir imstand, eine Philosophie aufzurichten, die unserer Kultur würdig ist."

Die Ansicht ist nun weit verbreitet, dass derartige Werke der Naturforschung keinen Nutzen bringen. Die Abweisung ist diesem Buche gegenüber schon darum nicht am Platze, weil die Uebertragung biologischer Erfahrungen auf Wissensgebiete, die bis in die neueste Zeit dem Einflusse naturwissenschaftlichen Denkens entzogen waren, die Aufmerksamkeit jeden Naturforschers verdient, wenn auch nicht immer seinen Beifall findet. Die gewünschte Klärung bringt das Buch Müller-Lyer's und man möchte wünschen, es wäre schon vor 15 Jahren erschienen. Die Biologie erlebt den völligen Umschwung der Darwin'schen Lehre, aber — ihre alten Missverständnisse und Irrtümer bewahren Geltung unter gewissen Philosophen, Soziologen u. a. m. (den Kulturzoologen), alle den Leuten, die bis vor kurzem auf die Naturwissenschaften hochmütig herabsahen. Wer sich darüber unterrichten will, wie weit das Uebel auf bestimmten Gebieten gediehen, der schlage das Buch von Fr. Hertz (Moderne Rassentheorien, Wien 1904) nach, eine Kritik, die der Verfasser allerdings nicht heranzieht, die jedoch anschau-

lich die wissenschaftlichen Produkte des modernen philosophischen Rassedünkels schildert. Soviel zur Entschuldigung des Referenten, wofern das Vorurteil eine solche verdient.

Das Buch behandelt in sechs Abschnitten: die Natur, die Menschheit, die Soziologie, die Vollkultur, den neuen Menschen und die euphorische Philosophie. Uns interessiert besonders der ganze erste naturwissenschaftlich-philosophische Abschnitt, in dem der Verfasser zur Feststellung der „Kulturbeherrschung" gelangt (p. 55), die Darlegungen über die Organizisten, Kulturzoologie (Nietzsche) und die biologischen Soziologen im dritten Abschnitt (p. 64, 83, 115) endlich der Schluss seines Gedankenbaues, nämlich die euphorische Philosophie (p. 222).

„Seit dem Altertum hat sich unser Wissen von der Natur vermehrt . . . und zugleich haben wir uns in dem Zwischenraum der Natur nicht genähert . . . der Kulturfortschritt hat uns von ihr immer weiter entfernt." Die Ansichten unserer Zeitgenossen gehen weit auseinander. Abgesehen von der theologischen und pantheistischen Lehre sind folgende Auffassungen vertreten. Nach den Materialisten ist das Weltall nichts als bewegte Materie, nach den Hylozoisten und Monisten ist es beseelte Substanz, während die Agnostiker behaupten, dass wir vom Wesen der Natur überhaupt nichts wissen und nichts wissen können. Jede dieser Schulen zerfällt in verschiedene sich leidenschaftlich bekämpfende Sekten. So haben wir z. B. einen materialistischen und dynamistischen oder energetischen Monismus, einen idealistischen oder spiritualistischen, einen psycho-physischen, einen pantheistischen Monismus und viele andere. In diesem Gewirr finden wir uns nicht zurecht durch Spekulationen über das Wesen der Natur, sondern mit Hilfe der entwickelungsgeschichtlichen Methode. „Die erwähnten Auffassungen sind nämlich nicht gleichwertig, nicht ebenbürtige Richtungen, sie sind vielmehr Glieder einer fortschreitenden, aufwärtsstrebenden Entwickelungsreihe, die der menschliche Verstand im Laufe der Jahrtausende durchlaufen hat. Jedes Glied dieser Reihe wird überholt durch das folgende. Es handelt sich um Stufen, die der menschliche Geist nacheinander erstiegen hat, und jede neue Stufe bedeutete eine neue Form der Naturauffassung." Sein Stufenbau ist zwar schon längst durch Turgot und A. Comte aufgezeigt worden, aber diese Entdeckung ist leider nicht zu allgemeiner Kenntnis und Verbreitung gekommen. In den Lehrbüchern wird vorwiegend ein nach der Zeitfolge geordnetes Nacheinander aller möglichen Denksysteme dargelegt, das wenig Befriedigung gewährt. Der Verfasser unterscheidet fünf, wenn auch nicht scharf abgegrenzte Stufen der Naturauffassung, nämlich: 1. die naiv-utilitarische, 2. die theologische, 3. die metaphysische, 4. die kritizistische und 5. die positivistische Auffassung. Nach kurzer, doch erschöpfender Charakteristik der Stufen, macht Verfasser die zuletzt genannte in origineller Weise sich zu eigen. Der Hauptvertreter der kritischen Auffassung war Kant. Wenn unsere Erkenntnis aus der Wechselwirkung von Objekt und Subjekt stammt und ein Erzeugnis ist „objektiver Ein-

wirkung und subjektiver Gestaltung", so fragt sich weiter, was in unserem Bewusstsein als subjektiv und was als objektiv gilt. Darauf erteilt Kant die bekannten Antworten in seinen Anschauungsformen und Kategorien. „Die Konsequenzen aus diesen Behauptungen zu ziehen, ist auch für die reichste Phantasie ein Ding der Unmöglichkeit." „Der auf die Spitze getriebene Kritizismus endigt mit dem All — Ich und mit der Leugnung der Natur." Verfasser bemerkt hierzu weiter: „Durch den Kritizismus war alles in Frage gestellt worden. . . . Denn über unser Erkenntnisvermögen können wir nicht hinauskommen, und vor allem, wir können es nicht wechseln. — Keine Vorstellung kann hier mehr dem übermenschlich gewordenen Gedanken folgen. Nur ein Schattenspiel des Absoluten ist unser Wissen. Erst hinter der Erscheinungswelt liegt abgrundtief, vielleicht zeitlos, raumlos — die absolute Wahrheit, ewig für uns verhüllt durch den ‚Schleier der Maja' . . . des ‚Sinnestruges'". Diese Erkenntnis führt zur pessimistischen Stimmung des Inders, der sich nach dem Augenblicke sehnt, da aller Sinnestrug von ihm abfällt. — Der Kritizismus übte bis auf die jüngste Zeit seine Wirkung, denn die Begriffe Kraft und Stoff des Materialismus erwiesen sich im Lichte des Kritizismus als bloße Worte.

Nach Müller-Lyer führte die gesamte Entwickelung der Philosophie zu einer Stufe, die alle Fortschritte der vorhergehenden Stufen der Naturauffassung in sich enthält. Diese ist die positive Philosophie, der sogen. Positivismus, der schon bei Bacon in seinen Grundgedanken aufblitzte und dann in A. Comte einen genialen Vertreter fand, „der Männer wie Littré, Bentham, St. Mill, H. Spencer, Lewes, Helmholtz u. s. w. zu seinen Anhängern zählt und in Frankreich und England herrschend geworden ist, während die Dichter und Denker unseres deutschen Volkes leider noch immer in großer Anzahl in metaphysischen Systemen stehen geblieben sind." Das einzige Attribut des Absoluten ist das Unerfassliche. Demgegenüber vertritt der Positivismus den Satz: Der menschliche Verstand ist kein Werkzeug der (metaphysischen) Erkenntnis, sondern er ist wie die Sinne ein Hilfsmittel, wodurch wir uns in der Welt der Erscheinungen zurechtfinden. Für diese Aufgabe eignet sich der menschliche Verstand in wunderbarer Weise, denn für das Leben ist es ganz gleichgültig, ob wir die „Dinge an sich" oder bloß die „Erscheinungen" erkennen. Das Wahrnehmbare untersuchen und wissenschaftlich nach den Regeln der Logik bearbeiten, in der vollkommensten Weise beschreiben (Kirchhoff, Rich. Avenarius und die empirischen Philosophen), die gesetzmäßigen Beziehungen zwischen den Tatsachen feststellen, — damit begnügen sich die Positivisten. Das geheime Wesen, der Urgrund aller Dinge, das Absolute scheiden vollkommen aus den Betrachtungen aus. „Die Antwort der Naturwissenschaft" lautet: Zwar verdanken wir unserem Naturwissen das Beste von dem, was wir bis jetzt in geistiger wie materieller Beziehung erreicht haben, aber so unermesslich groß der Nutzen der Naturwissenschaft war, „die spezifisch menschlichen Fragen kann die Naturwissenschaft nicht beantworten".

Wie die Bemerkungen über die Sinnlosigkeit (die Anoia) in der Natur, die Richtungslinien als Wege des geringsten Widerstandes, die Kulturzoologie, d. h. die Anwendung Darwin'scher Theorien auf die sogen. politische Anthropologie und die Philosophie besonders den Nietzscheanismus, so gehört die „Antwort der Naturwissenschaft" auf das Lebensproblem wohl zum hervorragendsten, was von naturwissenschaftlicher Seite über diese Gegenstände geschrieben wurde. Sein weiterer Gedankengang ist ungefähr folgender. „Der einzelne Mensch handelt meist zweck- und zielbewusst. Das Ganze der Menschheit aber, die aus einer Unsumme von Einzelwillen besteht, wächst und entwickelt sich wie eine Pflanze oder ein Tier . . . nach Gesetzen, die ihr unbekannt sind . . . Vom Standpunkte des bewussten zielsetzenden menschlichen Denkens aus ist die gesamte Kulturentwickelung bis jetzt abgelaufen als ein vollkommen sinn- und zweckloser Vorgang, d. h. wie jeder außermenschliche Naturvorgang, als das kalte fühllose Spiel blindwirkender Kräfte." Es kam das Erwachen. Der einzige vernünftige Zweck der Kultur kann nur die Wohlfart der Individuen sein. Das Bewusstsein, dass die Kultur ein Vorgang, eine Entwickelung ist, trat sehr spät auf und nur unter dem Einflusse der Naturwissenschaften. Die weiteren Stadien des Bewusstwerdens der Kulturbewegung führen schließlich zur Beherrschung der Kultur und der Kulturrichtung, also zur vollständigen Umkehrung, wie paradox dies klingen mag, des Verhältnisses unserer Abhängigkeit von der Natur. Der Gedanke wird erschöpfend begründet, auch durch überzeugende Literaturnachweise beleuchtet. „Das Tier passt sich der Natur an, der Mensch passt sich die Natur an . . ., die tierische Entwickelung bringt höhere Arten hervor, die menschliche höhere Kulturformen." Die Kultur liefert dem Menschen „wertvollere Waffen für den Kampf ums Dasein, als eine weitere Umwandlung seiner körperlichen Organisation es zu tun vermöchte." Es ist also durchaus verfehlt, Darwin'sche Grundsätze der Tierentwickelung auf die Geschichte der Kultur in Anwendung zu bringen. Ins einzelne greifende Darstellung scheint hier nicht geboten, man kann füglich übergehen die treffsicheren Bemerkungen über soziologische Rassen, über den Dauertypus u. dgl. m.

Die populäre Ansicht, dass die Rasse wichtiger sei als die Entwickelungshöhe, ist nur darum so verbreitet, weil die Entwickelungshöhe, Kulturstufe und das Milieu abstrakte Begriffe sind, der Mensch dagegen etwas Konkretes, weil der primitive Verstand die Gegenstände leichter erfasst als die Umstände. Diesen fundamentalen Fehler begehen Nietzsche und die seinen Fußstapfen folgenden Rassentheoretiker durch die Annahme, derzufolge die Kultur die vollkommen gleichartige Fortsetzung der tierischen Entwickelung sei und daher erklärbar sei durch die — obendrein missverstandenen Darwin'schen Schlagworte vom Daseinskampfe, der natürlichen Zuchtwahl, der Auslese der Starken u. s. w.

Ohne die hier gebotene Grenze zu überschreiten, müssen schließlich die eigentlichen philosophischen Aufstellungen des Ver-

fassers kurz erwähnt werden. Unter Beziehung auf den Kant'schen Satz, „alle Naturanlagen eines Geschöpfes sind bestimmt, sich einmal vollständig und zweckmäßig auszuwickeln", gelangt der Verfasser zum Schlusse, unsere Bestimmung sei die Erreichung des Zustandes eines harmonischen Ganzen. Der Mensch erreicht diese Phase, wenn das äußere und innere Urteil übereinstimmend Anerkennung aussprechen. „Diese Verbindung von subjektiver Glückseligkeit und objektiver Vollkommenheit des Lebens", für die eine Bezeichnung fehlte, nennt Verfasser Euphorie.

Die allgemeinen Ergebnisse der Naturwissenschaften liegen hier vor in einer gedrängten Form, wie sie nur ein Forscher geben kann, der sein Thema vollkommen beherrscht. Die logisch geschlossenen und sprachlich mustergültigen Entwickelungen weisen Stellen auf von hinreissend poetischer Beredsamkeit. Alles steht da im Lichte eines unbesiegbaren Optimismus, der Größe der Naturforschung würdig, groß und edel wie der Untertitel des Buches „Grundlinien einer Volksphilosophie". **A. Maurizio (Lemberg).**

David Hume. Untersuchung über den menschlichen Verstand.

Deutsch von Carl Vogl. (Kröner's Volksausgabe.) Gr. 8. IV u. 92 Seiten. Leipzig. Alfred Kröner.

Seinen Volksausgaben hat der Kröner'sche Verlag nun auch eine deutsche Ausgabe von Hume's berühmter Abhandlung, dem 1758 erschienenen „An enquiry concerning human understanding" einverleibt. Wenn die Naturforscher in ihren erkenntnistheoretischen Voraussetzungen mehr und mehr auf Kant zurückgehen, so ist doch festzuhalten, dass Kant gerade in diesem Teile seiner Philosophie vielfach von Hume beeinflusst war und dass der moderne Naturforscher die Formulierung Hume's seinen Anschauungen in vielen Beziehungen noch entsprechender finden wird als die Kant's. Es ist daher nur anzuerkennen, dass ihm Gelegenheit geboten wird, auch die grundlegende Abhandlung des englischen Philosophen zu dem mäßigen Preise erwerben und seiner Bibliothek einverleiben zu können. **R.**

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Alphabetisches Namenregister.

A.

Altmann 46 ff.
Amerling 232.
Ammon 582.
Appellöf 352.
Apstein 2.
Arrhenius 160.
Arthur 327.
Ashmead 416.
Assmuth 454.
Auerbach 652 ff.
Avenarius 804.
Awerinzew 465 ff.

B.

Babák 225 ff. 257 ff.
Bachmann 357.
Bacon 804.
Barker 365.
Barret 86.
Bary, de 344. 365. 468.
Bateson 108. 110.
Bather 107.
Bauer 57. 58. 382. 397. 399.
Baume, La 72.
Baur 497 ff.
Bechterew 617. 774 ff.
Beer 399.
Behrens 295.
Behring 341.
Belajeff 329.
Béleck 429.
Benecke 299. 324. 354. 710 ff
Bentham 660. 804.
Berkley 344.
Berlese 633.
Bernard, Claude 226. 357.
Bertkau 88. 89.
Bethe 386 394. 399. 529.
Bette 607.
Beyerinck 118. 124. 284 ff. 299 ff. 322.
Biedermann 206. 207.
Bjerknes 649.
Blakeslee 659 ff.
Blakmann 365.
Blaringhem 122.
Blasius 646.
Blochmann 24. 474.
Böhmig 562 ff.
Börner 16 ff. 64 ff. 402. 406. 633 ff. 720.
Böving 101.
Bogojawlenski 243.
Bohr 232. 386.
Bokorny 341 ff.
Bois-Reymond, du 183. 185. 206. 207.
Bolk 582.
Bonnier 356.
Borgert 215. 216.
Bouilhac 322.
Bourne 105. 118.
Bourquelot 339.
Boveri 649.
Bradley 90.
Braem 367.
Brandt 210. 211. 215. 216. 417 ff.
Brauer 569.
Braun 674. 723.
Braune 750 ff.
Brauns 98.
Brdlik 334.
Brefeld 292. 365.
Brehm 688.
Brewer 290.
Bronn 547. 561.
Bronvaux 497 ff.
Brown 339.
Brun 524. 529 ff.
Brun, Edg. 540.
Brücke 424.
Brunner 171.
Buchenau 118.
Buchtien 671.
Bückers 606.
Buder 505.
Buffon 599.
Bürger 547.
Burck 706 ff.
Bury 107.
Buschan 582 ff.
Bütschli 47. 473 ff.
Buttel, v. 454.
Buttler, Salomon 610.

C.

Camerano 234.
Cannon 54. 383.
Candolle, de 159. 716.
Capparelli 37.
Carus 659.
Castle 287.
Cerfontaine 110. 112.
Champion 333.
Child 564.
Cholodkovsky 24 ff. 64. 65. 405. 408 ff.
Chopin 345.
Christen 292.
Cienkowski 87. 88.
Clausius 653.
Cohn 294.
Cohnheim 333.
Comes, Salvatore 81.
Comte 803. 804.
Correns 641. 710. 718. 733.

Cramer 294. 514.
Crawley 494.
Crüger 693 ff.
Cuénot 87.
Cuvier 258.
Czapek 300. 322 ff. 333 ff.

D.

Dahl 170. 171. 172. 176. 179.
Dallinger 288 ff.
Dangeard 365.
Daniel 508.
Darwin 88. 167. 168. 197. 217. 279. 491. 575. 599. 603 ff. 625 ff. 659. 692 ff. 802. 805.
Daubenton 258.
Davenport 54. 287. 294. 341. 383.
Davis 108. 109. 110. 657.
Davy 160.
Daydon, Jackson 626.
Delage 107.
Delden, v. 300.
Deckelmeyer 515.
Delpino 610. 625 ff.
Digby 334.
Dinklage 678.
Doflein 3. 469 ff. 569. 623.
Donaldson 319.
Dorset 333.
Dreyfus 24. 29. 406.
Drude 697.
Dude 283.
Duesberg 214.

E.

Edler 508.
Ehrlich 557 ff.
Eimer 602.
Eisenberg 292.
Emery 462. 496. 521. 578.
Engelmann 386. 396. 399.
Engler 675. 710. 722.
Ehrlich 557 ff.
Enriques 316 ff. 348 ff. 470 ff.
Eriksson 282. 618 ff.
Ernest 334.
Errera 338. 361.
Eschenhagen 343.
Escherich 101. 129 ff. 165 ff.
Escoyez 329.
Eudes-Deslonchamps 867.
Evans, Pole 620.
Ewald, W. F. 1 ff. 49 ff. 379 ff. 385 ff. 399.

F.

Falk 298.
Faraday 160.
Farlow 675.
Fechner 204.
Ferrant 100.
Fielde 532.
Fischel 647.
Fischer 330 ff. 335 ff. 343 ff. 354 ff. 365. 603.
Flaskämper 704.
Flechsig 613. 718.
Flemming 47.
Focke 641.
Forel 1. 456. 460. 496. 522 ff. 531 ff.
Francé 2. 606 ff.
Frank 302.
Franz 150 ff. 424 ff.
Fredericq 88.
Freitag 343.
Friedmann 172.
Frosch 360.
Fühling 508.
Fuji 661.
Fürth 287.

G.

Gärtner 593. 699.
Gaidukow 688.
Gamble 425 ff.
Gardener 710.
Gaupp 229.
Geissler 276.
Gerhardt 160.
Giesenhagen 118.
Giustiniani 322.
Gloger 646.
Göbel 121. 122. 627. 629. 657 ff. 692 ff. 721 ff.
Goethe 609.
Goette 115. 562 ff.
Godlewsky 283.
Goldschmidt 429.
Golenkin 704.
Graham 192.
Grassi 309. 638.
Grevillius 704 ff.
Grobben 115. 651.
Gruber 470 ff.
Grübler 751.
Grützner 207.
Guerne, de 561.
Guignard 641.
Gurwitsch 328 ff.
Guttenberg 126.

H.

Haack 141.
Hadzi 369.
Häckel 279. 417. 469. 599. 626. 647. 650 ff.
Häcker 329.
Hagen 303.
Hamann 88.
Hammer 211. 215.
Handlirsch 577.
Hansemann 591. 612. 777.
Hansgirg 626.
Harper 365
Harris 629 ff.
Harshberger 696.
Hartmann 211. 215. 216. 467 ff.
Hartmeyer 569.
Hatschek 106. 112.
Hauptfleisch 288. 327.
Heiberg 400.
Heidenhain 45.
Heider 102. 650 ff.
Heinricher 673.
Helmholtz 159 160. 804.
Helmont, van 608.
Hemsley 626.
Herder 609.
Hering 186.
Herissey 339.
Herold 74. 75.
Herouard 107.
Hertwig, O. 216. 349.
Hertwig, R. 431. 470. 649. 687. 691. 796. 800. 801.
Hess 87.
Hesse 566.
Heyer 661.
Hieronymus 678.
Hilaire, St. 599.
Hildebrand 499.
Höber 384.
Hofer, S. 1.
Hoff, van't 317.
Hoffmann 328. 343.
Hofmann 722.
Hofmeister 335.
Hollrung 719.
Holmgren 172. 303 ff.
Holt 54.
Hoppe-Seyler 290. 335.
Hornyold 349 ff.
Hume 806.

I.

Issakowitsch 430. 690. 762 f. 768. 785. 791. 796. 801.
Issatschenko 719.
Iwanoff 335. 356.

J.

Jacobson 216. 217.
Jaeger 344.
Jahn 329.
Janssens 336.

Jennings 55. 56. 58. 380. 399.
Jensen 400.
Johannsen 485. 679 ff.
Johs 299. 333. 341 ff. 356.
Jonas 719.
Jordan 85. 310.
Just 341 ff.
Justus 355.
Joubin 547.

K.

Kanitz 158.
Kant 804. 805.
Kapterew 239 ff. 756 ff. 801.
Karlinsky 291.
Karplus 592.
Karsten 324 ff.
Kaserer 300.
Keeble 425 ff.
Keilhack 430 ff. 687. 690. 801.
Keller 326.
Kellog 77.
Kerhervé, de 690. 801.
Kerner 117. 625.
Keysselitz 469.
Khainsky 267.
Kirchhoff 804.
Kirchner 627.
Klebhan 605.
Klebs 121. 125. 346.
Knuth 626. 728.
Koch, A. 299. 322.
Koch, Ch. 408.
Koch, R. 292.
Kölliker 468.
König 331.
Köhler 350.
Kohl 321. 357.
Kohlbrugge 581 ff. 611 ff. 774.
Kolkwitz 340.
Korschelt 650 ff.
Koshewnikow 243.
Kranichfeld 137. 593 ff.
Krassuskaja 649.
Krause 90.
Kreitz 720.
Krogh 227.
Krukenberg 88. 646.
Kühne 287.
Küster 116. 118.
Kurz 690. 801.
Kutter 462. 646.
Kuttner 431. 684. 762. 765 ff. 785. 787. 791. 801.

L.

Lafar 292. 299 ff. 322. 332 ff. 355. 361.
Lamarck 173. 255. 599 ff. 626. 759.
Landau 646 ff.
Landois 258. 646.
Lang 368. 566. 601.
Langhans 431 ff. 691. 793. 801.
Laurent 298.
Lebedeff 223. 471 ff.
Lebedinsky 566.
Leblanc 336.
Leclerc 356.
Lecomte 658. 706.
Lee 54. 58.
Leeuven-Reijnwann, v. 329.
Leitgeb 668.
Lemoine 509.
Lewandofsky 343.
Lewes 804.
Lewith 294.
Liebig 160. 331.
Liesgang 384.
Life 122.
Lindemuth 509 ff.
Lindman 625.
Linné 599.
Littré 804.
Loeb 3. 53. 56. 83. 84. 320. 347 ff. 383 ff. 399.
Löffler 360.
Loew 322. 626.
Lombroso 613. 781.
Lotsy 262. 290.
Lubbock 640. 690. 800.
Ludwig 626.
Lühe 471 ff.
Lürssen 726.
Lucksch 258.
Lyon 676 ff.

M.

Mac Andrew 86.
Macallum 355.
Macfarlane 505.
Mangin 357. 365.
Manouvrier 581 ff.
Marchand 581.
Mareschkowsky 618 ff.
Marshall 783.
Marsson 340.
Massalongo 123.
Massee 341.
Matiegka 582.
Maurizio 806.
Mayer, J. K. 160.
McBride 107. 111.
McClendon 470 ff.
Meehan 663. 695.
Meijere, de 216.
Meisenheimer 72. 73. 76. 77. 80. 222.
Mendel 90. 216. 217. 220. 348. 641. 593 ff. 679.
Mendelejew 617.
Mereschkowsky 278 ff. 289. 298. 321 ff. 353 ff.
Metalnikoff 466 ff.
Mettenius 673.
Meves 214.
Meyer, A. 286.
Miehe 287. 291.
Migula 293. 626. 662.
Mill, St. 804.
Milne-Edwards 229.
Minervini 342.
Minkiewicz 425 ff.
Minne 88.
Mitchell 674.
Mitrofanow 267.
Miyake 329.
Moggridge 143.
Moisisovics 598.
Molisch 300. 355.
Molliard 118. 122. 123. 126.
Montemartini 121. 299.
Montgomery 561 ff.
Mordwilko 18. 19. 21. 22. 67. 402 ff. 443.
Morgan 105. 106. 108. 112. 113. 116. 222.
Moroff 210. 423. 466. 475.
Morren 509.
Mortensen 350.
Mottareale 121.
Mràzek 455. 523. 547. 562 ff.
Müller, F. 303.
Müller, H. 625. 708. 718.
Müller, J. 186.
Müller, O. 689. 800.
Müller, O. F. 691.
Müller-Lyer 802.

N.

Näcke 611 ff. 774 ff.
Nagel 90. 91. 93.
Nägeli 279. 602.
Nathanson 300.
Nathusius, v. 642. 646.
Nealy 341.
Neger 138.
Neresheimer 466. 471 ff.
Nietzsche 803. 805.
Newton 655.
Niklewsky 300
Nissen 730.
Nocard 361.
Noll 499.
North 659.
Nüsslin 16. 64. 402 ff. 440 ff.
Nusbaum 546 ff. 599 ff.

O.

Oliver 660.
Oltmann 11. 54. 343 ff. 383. 389. 394 ff. 399.
Ostwald 2. 159. 160. 653. 680. 762.
Ostwald, Wo. 192. 319. 349. 801.
Oudemans 77. 79.
Oxner 546 ff.

P.

Pässler 646.
Paget 238.
Palladin 283.
Pandiani 122.
Papanicolau 430 ff. 689 ff. 737 ff. 753 ff. 785 ff. 802.
Parker 51. 54.
Paracelsus 608.
Pasteur 284.
Pauly 267.
Pawlow 262.
Pax 705.
Payer 726.
Pearl 318 ff.
Pearson 630 ff.
Pellet 333.
Pergande 416.
Pérez 222.
Péringney 98. 101.
Pertz 197.
Perrier 354.
Peter 320.
Petri 720.
Peyritsch 118. 125.
Pfeffer 11. 208. 283. 293. 294. 300. 323. 346.
Pflüger 263. 359. 361.
Plate 165. 593 ff. 600 ff.
Plateau 92. 95.
Plenge 329.
Plessis, du 568.
Popoff 471 ff. 796. 802.
Prantl 671. 675. 722.
Pribram 524.
Pringsheim 328.
Prouho 350.
Prowazek 429. 473 ff.
Pütter 227. 283.
Pulst 344.

R.

Rabinowitsch 291.
Rádl 4. 6. 56. 382 ff. 399.
Rahn 354.
Raulein 355.
Ray, Lankester 107. 651.
Recklinghausen, v. 276.
Regnard 2.
Reh 720.
Reiner 642.
Reinke 331. 357. 607.
Renner 661.
Retzius 584 ff. 612.
Reutner 299.
Revilliod 263.
Rhumbler 651.
Richard 243.
Richter 616.
Ries 649.
Rimsky-Korsakow 561 ff.
Rippa 123.
Ritter 110. 113. 283.
Robertson 316 ff. 349.
Rohde 468 ff.
Rolfe 693.
Rosenthal, J. 656.
Rosenthal, W. 624. 688.
Rothert 56. 387 ff. 399.
Roux 361. 646.
Rubner 158. 159.
Rudkoff 258.
Rudolphi 317.
Russ 342.
Ruttner 1. 2. 60.
Růzička 347.
Rullmann 342.

S.

Sachs 288. 293. 323. 674.
Sadebeck 678.
Sandias 309.
Santschi 496.
Scharffenberg, v. 433. 684 ff.
Schattuck 673.
Schaudinn 285. 473 ff.
Schellenberg 720.
Schenk 657.
Schepotieff 633 ff.
Schimmer 136. 137. 138. 161. 162. 455 ff.
Schmankewitsch 801.
Schmidt 284. 290. 299. 333. 341 ff. 356.
Schneider 150.
Schödler 691.
Schubert 288.
Schull 699.
Schultz, E. 468 ff.
Schultze, L. 98.
Schultze, Max 287.
Schulz, A. 699. 707 ff.
Schultze, O. 652.
Schumann 708.
Schröter 627.
Schwankewitsch 690.
Schweinitz 333.
Seeliger 109. 110. 113.
Seidlitz 642. 646.
Semon 137. 181 ff. 193 ff. 608.
Senn 328.
Sergi 591 ff.
Sernander 626.
Sernow 612.
Siedentopf 688.
Silvestri 304. 633.
Sjöstedt 304.
Skalitzky 459.
Slowacki 609.
Solger 424.
Sorauer 719.
Spencer 804.
Spengel 103. 105. 108. 111. 113.
Spitzka 582 ff. 616.
Spring 677.
Standfuß 218. 219. 603.
Stein 159.
Steiner 83. 84.
Steuer 1. 2.
Stiasny 417 ff. 466.
Stieda 580 ff. 611 ff. 774. 776 f.
Stingelin 745. 786. 801.
Stöhr 656.
Stoklasa 299. 334. 355.
Stolc 226.
Strassburger 30. 53. 697.
Strohl 430 ff. 690. 796. 801.
Stutzer 335.
Swammerdam 689.

T.

Taranetzky 258.
Teichmann 647.
Tenchini 614.
Ternetz 327.
Thiselton Dyer 660.
Thomas 123.
Tischler 620 ff.
Titus Lucretius 609.
Tornier 157.
Towle 395. 399.
Trier 624.
Trollius 713.
Tschermak 641.
Tsiklinsky 295.
Tubeuf 124.
Tullgren 402 ff.
Turgot 803.

U.

Uexküll, v. 350. 386.
Uexküll-Gyllenband, v. 726 ff.

V.

Verworn 54. 177. 206. 284. 293. 337. 361. 424. 470.
Viehmeyer 460 ff. 476 ff. 569 ff.
Vignal 610.
Virchow 776.
Viré 240 ff.
Vöchting 357.
Vries, de 290. 596 ff. 629. 641. 679.

W.

Wagner 601.
Waldeyer 585 ff.
Wallengren 330.
Walter 784.
Ward 282. 354.
Ward Marshall 619 ff.
Warming 723.
Washburn 719.
Wasmann 97. 129 ff. 161 ff. 303 ff. 453 ff. 475 ff. 515 ff. 534 ff. 569 ff.
Wassilief 214.
Wattenwyl, v. 171.
Webber 329.
Weber 204.
Wedekind 374.
Wehmer 147. 355.
Weinberg 617.
Weis 284. 299. 333. 356.
Weismann 1. 70. 176. 431. 469. 599. 687 ff. 690. 739. 759. 801.
Weiss 705.
Wesenberg-Lund 680.
West 290.
Westberg 89.
Wheeler 102. 460. 478. 494 ff. 515 ff. 541. 569.
White 597.
Wicke-Baldamus 646.
Wickmann 646.
Wiese 646.
Wiesner 47. 141. 626.
Wigand 326.
Wilder 234.
Willem 88.
Willey 110.
Willimsky 285.
Willstätter 334.
Winkler 30. 141. 497 ff.
Winogradsky 298. 299 ff.
Winterstein 235. 356. 624.
Wisselingh 356.
Witlaczil 405.
Wittrock 664.
Wolff 331.
Wolffhügel 292.
Woltereck 431. 679 ff. 691. 792. 801.
Wrzeniwski 599.

Y.

Yerkes 54.
Yung 259.

Z.

Zacharias 336.
Ziegler 647 ff. 688.
Zinger 703.
Zograff 243.
Zopf 297. 332.
Zsigmondy 688.

Alphabetisches Sachregister.

A.

Abiologie 626.
Abutilon 509.
Abutilon arboreum 512.
Abutilon striatum 509.
Abutilon Thompsoni 509.
Acer platanoides 664.
Acerentomon doderoi 633.
Achates-Form 217.
Actinomyces odorifer 342.
Actinomycetes 286.
Actinomyxidia 473.
Adoptionsexperiment 352.
Adventivsprossen 122.
Adventivwurzeln 122.
Agenor-Form 217.
Aglia tau 222.
Ailanthus glandulosa 661.
Alienicolae 24.
Alkaloide 624.
Allometrose 453 ff.
Ameisen 97.
Amikalselektion 164. 305.
Ammonoideen 597.
Amoebina 472.
Amoebina flagellata 472.
Amöboplasma 281 ff. 331.
Amphioxus 651 ff.
Anergates-Tetramorium 517.
Angelica silvestris 709.
Anilinfarbstoffe 750.
Anorganologie 626.
Anpassungscharaktere 97.
Anpassungsvariabilität 602.
Antriscus silvestris 709.
Aphidinen 450.
Aplysia 311.
Apterygoten 634.
Archaeognatha 638.
Archinsecta 639.
Argynnis Paphia 222.

Ascomycetes 285. 365.
Asellus 240.
Astrantia major 708.
Astrantia minor 708.
Assimilationsintensität 681.
Astatik 388.
Atembewegung 235 ff.
Atemeles pubicollis 487.
Augen der Daphniden 4.
Augenmuskel 5.
Azolla 673.

B.

Bacillus anthracis 292. 343.
Bacillus Bütschli 285.
Bacillus calfactor 291.
Bacillus chitinovorus 354.
Bacillus megatherium 292.
Bacillus ramosus liquefacens 292.
Bacillus subtilis 292.
Bacillus tumescens 292.
Bacterium Beijerinckii 299.
Bacterium Ilidsensis capsulatus 291.
Bacterium Ludwigii 291.
Bacterium photometricum 396.
Bakterien, anaerobe 285.
Bakterien, thermophile 293.
Balanoglossus 110.
Balantidium 283.
Basidiomycetes 285.
Batis 703.
Begonia 658. 705. 710.
Begonia attenuata 712.
Begonia Engleri 711.
Begonia hirsuta 711.
Begonia manicata 715.
Begonia parvifolia 714.
Begonia rhizocarpa 712.
Bewegungsintensität 50.
Bewegungsreflexe 14.
Bidens tripartitus 728.
Binucleata 471.
Biologie 625 ff.
Blyttia 667.
Bombus hortorum 783.
Bosmina 10. 11.
Bryophyten 662.
Buxbaumia 669.
Buxbaumia aphylla 670.
Bythotrephes 6. 15.

C.

Calendula 727.
Calendula malacitana 729.
Calendula officinalis 729.
Campodea 634.
Cannabis gigantea 703.
Cannabis himalayana 703.
Cannabis sativa 660.
Carcinom 400.
Cardamine chenopodifolia 727.
Carex 696.
Catasetum barbatum 693. 736.
Caulerpa 326.
Ceriodaphnia quadrangula 759.
Chaerophyllum temulum 709.
Characeen 662.
Chemotherapie 557.
Chermes 16 ff. 24.
Chiliopoden 634.
Chimären 499 ff.
Choanoflagellata 467.
Chromatophor 419.
Chydorus sphaericus 761.
Cladoceren 1. 379 ff. 385 ff.
Cnaphalodes strobilobius 24.
Cobitidenarten 237.
Cobitis taenia 237.
Collembolen 635. 640.
Colpidium colpoda 276.
Cotula coronopifolia 727.
Crangon 426.
Crataegomespilus 498 ff.
Crataegomespilus Asnieresii 499.
Crataegomespilus monogyna 499.
Cremastogaster 495.
Cromatophoren 322 ff.
Crustaceen 424. 634.
Cryptostemma 730.
Ctenophoren-Ähnlichkeit 116.
Cyclops 10.
Cyanophyceen 290. 328.
Cytisus Adami 498 ff.
Cytisus hirsutus 508.

D.

Dalechampia Roezliana 705.
Daphnia 4. 6. 8. 10. 11. 13. 15. 239 ff.
Daphnia longispina 248 ff. 681.
Daphnia magna 684.
Daphnia pulex 247 ff. 686. 745. 756.
Daphniden 430. 679 ff. 737 ff. 753 ff. 785 ff.
Darmverlängerung 260.
Delamination 651.
Deuterostomia 651.
Diaptomus 10.
Diatomeen 325.
Dicoria 726.
Dikotylen 697.
Dileptus anser 276.
Dimorphismus, sexueller 657. 692 ff. 721 ff.
Diözie 19. 69.
Diphtheritis-Bacterium 343.
Diphagozytose 546.
Diplura 639.
Draparnaldia 326.
Dreyfusia pectinatae 24.
Dreyfusia piceae 24.
Drepanophorus 547.

Dunkelfeldbeleuchtung 688.
Dysstatik 388.

E.

Echinocardium flavescens 350.
Echinodermen 106 ff.
Ectotrophen 634. 638.
Eiweißdifferenzierungsverfahren 560.
Ektoderm 650.
Ektropie 653.
Ektropismus 652.
Ellipura 640.
Emigrans 24.
Energieprinzip 158.
Engramm 198.
Enterocöltheorie 652.
Enteropneusten 105 ff.
Entoderm 650.
Entotropha 634. 639.
Entropie 653.
Enzystierung 546.
Eosentomon transitorium 633.
Ephemerum 669.
Ephippialweibchen 740. 763.
Equisetum 671.
Ergologie 625 ff.
Eriocaulon nautiliforme 658.
Erregung 183
Erregung, akoluthe 196.
Erregung, synchrone 196.
Erregungsenergie 186.
Erythrocyten 228 ff.
Erythrocytenkerne 266.
Euglena 383.
Euphorbiaceen 704.
Eustatik 388.
Exsudattheorie 303.
Exsul oder Exsulans 24.

F.

Farne, hererospore 673.
Fichte, Chermesinen der 22.
Filago arvensis 727 ff.
Flussaal 784.
Formica rufa 454. 491. 518.
Formica sanguinea 478. 520. 569.
Fortpflanzung 372.
Frontania acuminata 276.
Funaria 664.
Fundatrix 440.
Fusca rufa 518 ff.

G.

Gallen, organoide 116 ff.
Gammarus 239.
Gamogenesis 690. 737.
Gastverhältnis bei Ameisen u. Termiten 97.
Gehirnseele 607.
Getreideroste 619.
Getreiderostpilze 621.
Ginkgo 661.
Gonoblastie 370.
Gonocöltheorie 652.

H.

Haplosporidia 473.
Helianthus 730.
Heliotropismus 3. 383.
Hemmungsreflexe 52.
Heracleum Lantegazzianum 709.
Heracleum Sphondylium 709.
Heterogonie 33. 448.
Hexenbesen 119.
Hiemalis 24.
Hirngewicht 778.
Hirnwindungen 580 ff. 611 ff. 774 ff.
Hodotermes 97.
Homogyne alpina 730.
Humulus 703.
Humulus lupulus 658.
Hyalodaphnia 681.
Hyalodaphnia cucullata 682.
Hygromipisie 37.
Hypertelie 171.
Hirnfurchen 580 ff. 611 ff. 778.

I.

Ichthiophthirius 471.
Imago 441.
Immunitätslehre 558. 559.
Indifferenzzustand 188.
Invaginationsgastrula 651.
Invertin 339.
Iva 726.

J.

Juglans nigra 663.
Juglans regia 663.
Juniperus 661.
Juniperus communis 661.

K.

Kapillarendothelien 266.
Kapuzinerkresse (*Tropaeolum maius*) 783.
Karyokinese 646.
Kernsynthese 347.
Körperseele 607.
Kolloidchemie 192. 384.
Kommissuralnerven 698.
Kristalloide 419.

L.

Laburnum vulgare 499 ff.
Lachnina 406.
Lachnus hyalinus 405.
Laomedon-Form 217.
Larix 18.

Lasius umbratus 494.
Latenzlarve 26. 65.
Laubmoose 669.
Lebermoose, foliose 669.
Lebermoose, thallose 666.
Leptodora 6. 15.
Leptothorax acervorum 480.
Leucophyceae 365.
Lichtreaktion 1. 12. 49. 57. 385 ff.
Lindheimera 730.
Lineus ruber 546.
Lingula 651.
Lodoicea Seychellarum 659.
Lokomotion 1. 7. 61.
Lomechusa 97. 480.
Loxodes rostrum 276.
Lynceus brachyurus 761.

M.

Machilis 634.
Marchantiaceen 668.
Matricaria discoidea 728.
Mechanolamarckismus 603.
Medicago spinosa 142.
Medusen 11.
Melampodium 730.
Melandryum album 697. 736.
Melandryum rubrum 698.
Melanismus 217.
Mercurialis perennis 704. 736.
Mesenchym 650.
Mesepithel 650.
Metazoa 468.
Microdon 480.
Microsporidia 473.
Migrans 24.
Migrationstheorie 16.
Mimikry 309.
Mindarus 22. 402 ff.
Mindarus Koch 440 ff.
Mischkolonie 535 ff.
Misgurnus fossilis 237.
Mixosporidia 473.
Mneme 193.
Mnemische Empfindungen 185.
Mnium 669.
Moina 437.
Moina brachiata 786.
Moina paradoxa 759.
Moina rectirostris 689 ff. 737 ff. 753 ff. 785 ff.
Monoclea 668.
Mucor 344.
Mumifikation 556.
Mutanten 593 ff.
Mykoide 364.
Mykoplasma 281 ff. 331. 618 ff.
Myriopoden-Anamorphose 637.
Myrmechusa 97.
Myrmekophile Ameisen 98. 495.
Myrmica laevinodis 494.
Myrmica myrmecophila 516.
Myrmica ruginodis 494.
Myrmica scabrinodis 454.
Myrmedonia 97.
Myrrhis odorata 707.

N.

Naturalselektion 197 ff.
Nemachilus barbatula 237.
Neolamarckismus 599 ff.
Neosporidia 473.
Nephrocöltheorie 652.
Nitella 283. 663.
Nyctotherus 283.

O.

Oberflächenentwickelung 225 ff. 257 ff.
Oenothera gigas 597.
Oenothera Lamarckiana 597.
Oenothera lata 597.
Oenothera nanella 597.
Oenothera rubrinervis 597.
Ökologie 627.
Ononis spinosa 142.
Onygena corvina 354.
Opalina 283.
Ophiotrix 651.
Optimum der Belichtung 15.
Organismen, mykoide 295.
Oxygene-Arten 495.
Oxytenia 726.

P.

Pandalus 426.
Papilio-Memnon 218.
Paramaecium 283.
Paramaecium caudatum 267 ff. 276.
Parasitische Koloniegründung 575.
Parasitismus 97. 129. 180.
Parazyklie 70.
Parthenogenesis 432. 690. 737.
Parthenogenetische Spezies 28.
Partialfunktionen der Zelle 558.
Pauropoda 633.
Pelargonium zonale 499.
Pellia calycina 665.
Pedicellarien 349.
Pemphiginen 19. 402. 450.
Penicillium 343.
Penicillium glaucum 344.
Personalselektion 166.
Petasites niveus 659. 660. 731.
Peucedanum Cervaria 710.
Pflanzenkrankheiten 719.
Pfropfbastarde 497.
Phagozytose 546.
Phaseolis 208.
Pheidole pallidula 515.

Pheidole symbiotica 515.
Photokinesis 386.
Photostatik 382.
Phototaxis 379. 386; apobatische 56; strophische 56.
Phycomyceten 326. 356.
Phylloxeriden 450.
Phythophthora 720.
Pigment 150 ff.
Pigmentzellen 428.
Pilea Spruceana 699.
Pineus 24.
Pinus 663.
Plantago lanceolata ramosa 597.
Plasma 45.
Plasmaarten 278. 289 ff. 321 ff. 353 ff.
Plasmodroma 471.
Pleometrose 453.
Pluralvariation 595.
Polyergus rufescens 496.
Polymorphismus 30.
Polyphagie 19.
Polyphemus pediculus 761.
Polyphyletische Entwickelung 378.
Polytrichum 669.
Polyzyklie 70.
Populus pyramidalis 661.
Positive Reaktion 10.
Prenolepis longicornis 454.
Prociphilus nidificus-poschingeri 445.
Procris 699.
Procris laevigata 701.
Prostoma vermiculus 566.
Prothysanura 636.
Protomerenstruktur 47.
Protostomia 651.
Protozoen 465 ff.
Protozoenkunde 623.
Protura 633. 640.
Puccinia glumarum 621.
Pseudogynen 99.
Psychische Fähigkeiten der Ameisen 97.
Psycholamarckismus 603.
Pteridophyten 670.

Q.

Quercus 663.

R.

Radiolarien 216.
Radula complanata 665.
Rana arvalis 265.
Rana esculenta 233. 265.
Rana fusca 233. 259.
Reizbegriff 181 ff. 193 ff.
Reizreaktionen 62.
Reizschwellen 49.
Reizwirkung, engraphische 198.
Restiaceae 660.
Rufibarbis 483.

S.

Sacordina 472.
Sagittaria pugioniformis 697.
Salamandriden 234.
Salvinia 673.
Salvinia natans 673.
Saprolegnia 326.
Sarcosporidia 473.
Scandix grandiflora 706.
Scapholeberis mucronata 761.
Scheitelfortsatz 102.
Schwellenfläche, negative 392.
Schwellenfläche, positive 392.
Segregationsgesetz 348.
Selaginella chrysocaulos 674.
Selaginella erythropus 678.
Selaginella inaequalifolia 674.
Selaginella monospora 677.
Selaginella obtusifolia 678.
Selaginella Pouzolziana 678.
Selaginella rupestris 675. 736.
Selaginella rubricaulis 678.
Selaginella viticulosa 678.
Selektionsprinzip 601.
Sexuales 440.
Sexuparafliege 440.
Silene corsica 698.
Silene Otites 699.
Silphium 730.
Simocephalus 432. 435.
Simocephalus exspinosus 768.
Simocephalusvetulus 689 ff. 737 ff. 753 ff. 785 ff.
Singularvariation 595.
Sinn des Lebens 802.
Siphonales 326.
Siphonocladales 326.
Siphonophora pelarganii 405.
Sklaverei bei Ameisen 97.
Sklavenzucht 131.
Solanum Darwinianum 506.
Solanum lycopersicum 505.
Solanum nigrum 505.
Solanum tubingense 498.
Somatoblastie 368.
Sphaerozoen 417 ff.
Sphagnum 669.
Spartium junceum 142.
Spirostomum 283. 276.
Sporozoa 472.
Stäbeskelett, intrazelluläre 426.
Staphyliniden 97.
Stellaria media 259.
Stentor 383.
Stichostemma 561 ff.
Stichostemma eilhardi 564.
Stichostemma graecense 547. 563.
Stichostemma lacustre 564.
Stigmata 781.
Strongylognathus 517 ff.

Süßwassernemertine 561 ff.
Symbiogenesis 278 ff. 289 ff.
Symphilie 97 ff. 129 ff. 161 ff.
Symphilieinstinkt 131 ff. 305.
Symphyogyne leptothele 666.
Synechthrie 98.
Synthese der Eiweißstoffe 297.

T.

Tannentriebchermide 68.
Tapinoma erraticum 454.
Targionia 665.
Taxus 661.
Telosporidia 473.
Termitenstudien 303.
Termitophilen 97.
Termitotelus 97.
Tetrastemma 561.
Thalassicolla 210 ff.
Thallophyten 662.
Thecidium 651.
Thysanura 639.
Tornarien 109 ff.
Tradescantia virginica 326.
Trichomanes rigidum 671.
Tropismen 1. 49.
Truncicola 487 ff.
Trypanosoma 223.
Tubulanus 547.
Tyrosindrusen 95.

U.

Ultramikroskopie 688.
Umbelliferen 706.
Umwachsungsgastrula 651.
Untersuchung über den menschlichen Verstand 806.
Uredineae 282.
Urocentrum 276.
Urodelen 234.
Urtica pilulifera 704.
Urtica urens 699.
Urticaceen 699.
Ustilago violacea 699.

V.

Valerianeen 717.
Vanessa urticae 221.
Volvox 11.

W.

Wirbeltiere, homoiotherme 231.
Wirbeltiere, poikilotherme 231.
Wirrzöpfe 118.
Wirtsrelation 16.

X.

Xanthium 722 ff.
Xanthium spinosum 722.
Xanthium Strumaria 723.

Z.

Zea Mais 664. 695.
Zellenseele 607.
Zellkern 118 ff. 400. 418.
Zellmembran 428.
Zentrosomen 646.
Zirkumdifferentiation 47.
Zooxanthellen 417.
Zwischenwirt 24.

MBL/WHOI LIBRARY
WH 18BS B

414